L. PLATE

ALLGEMEINE ZOOLOGIE

UND ABSTAMMUNGSLEHRE

ZWEITER TEIL



JENA, GUSTAV FISCHER



Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

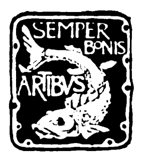
Von

Dr. Ludwig Plate

Prof. der Zoologie und Direktor des Phyletischen Museums
an der Universität Jena

Zweiter Teil:
Die Sinnesorgane der Tiere

Mit 726, teilweise farbigen Abbildungen



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1924



Meiner lieben Frau

und getreuen Mitarbeiterin, daheim und in fernen Landen,

Hedwig Plate, geb. v. Zglinicki

in Dankbarkeit gewidmet

vom Verfasser

Vorwort zum zweiten Teile.

Der vorliegende 2. Band der „Allgemeinen Zoologie und Abstammungslehre" behandelt das für jeden denkenden Menschen so hochinteressante Gebiet der Sinnesorgane. Ich habe mich bemüht, nicht nur die reiche Fülle der morphologischen Tatsachen übersichtlich zu schildern, sondern habe auch beständig die Physiologie der verschiedenen Apparate nach Möglichkeit berücksichtigt. Das letztere ist unbedingt notwendig als Grundlage und Voraussetzung für phylogenetische Betrachtungen, denn mag man bei diesen mehr Gewicht auf die LAMARCKschen Faktoren oder auf die Selektion legen, so wird man doch stets von der Frage auszugehen haben, wie wird das betreffende Organ gebraucht und welche Bedeutung besitzt es für die Erhaltung der Art. Die deszendenztheoretischen Erörterungen sind daher ebenso eng geknüpft an die Physiologie wie an die Morphologie, was häufig nicht genügend beachtet wird. Sie werden bei den Sinnesorganen erschwert durch die außerordentlich häufigen Homoiologien und Konvergenzen, aber die im 1. Bande aufgestellten Stammbäume der großen Gruppen finden trotzdem auch durch sie ihre Bestätigung. Bei der Frage nach der Entstehung und Vervollkommnung der Sinnesorgane bin ich immer wieder zu der Ueberzeugung gekommen, daß sie ohne die Annahmen des Lamarckismus nicht zu beantworten ist, worunter ich allerdings nur die fördernde Wirkung des Gebrauchs, die hemmende des Nichtgebrauchs und die Vererbung erworbener Eigenschaften verstehe. Den Psycholamarckismus lehne ich ebenso sehr ab, wie den Vitalismus, da beide mit den Beobachtungen im Widerspruch stehen und jene Prinzipien zusammen mit der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl zur Erklärung genügen. Obwohl der vorliegende Band sich in erster Linie auf ein kritisches Studium der Literatur stützt, so enthält er doch auch manche neue Beobachtungen bzw. theoretische Erwägungen. Es sei in dieser Hinsicht verwiesen auf die Angaben über die großäugige Jugendform des Cyclostomen *Geotria chilensis*, deren Aeußeres ich schon vor vielen Jahren unter dem Namen *Macrophthalmia chilensis* beschrieben habe, auf die Schilderungen der Seitenlinie der Knochenfische, der Ohrmuschel der Säuger, des Riechorgans der Selachier, der Linsenbildung bei Tintenfischen und der Lider der Reptilien.

Dem Verleger, Herrn Dr. GUSTAV FISCHER, bin ich zu großem Dank verpflichtet, daß er trotz der für den deutschen Buchhandel so überaus schwierigen Zeitverhältnisse nicht nur für eine vorzügliche Ausstattung gesorgt, sondern mir auch über 300 neue Bilder, darunter viele Originale, bewilligt hat. Die 726 Textfiguren werden sicherlich den Leser oft rascher in den so verschiedenartigen Bau der Sinnesorgane einführen als lange Schilderungen es vermögen.

Der 1. Band dieses Werkes hat mit einer Ausnahme [1]) eine sehr freundliche Aufnahme gefunden, so daß ich dasselbe auch für diesen zweiten erhoffe, zu dem ich die Literatur etwa bis Juli 1923 verwertet habe. Einige Abhandlungen konnten noch aus jüngerer Zeit während des Druckes in den Text aufgenommen werden. Ich wäre dankbar, wenn dieser 2. Band nicht nur von Zoologen, sondern auch von Physiologen und von den Klinikern der menschlichen Sinnesorgane benutzt werden würde, denn viele Probleme der letzteren lassen sich nicht mit Erfolg bearbeiten ohne vergleichend-anatomische und phylogenetische Kenntnisse. Wer z. B. vom Boden der Abstammungslehre aus an das Studium des menschlichen Gehörorgans herantritt, dem wird es von vornherein klar sein, daß als Resonatoren nicht nur die Fasern der Membrana basilaris, sondern auch die Membrana tectoria dienen, und daß die letztere sogar das phyletisch ältere Hilfsmittel ist, welches erst Hand in Hand mit der reicheren Tonbildung bei Vögeln und Säugern durch die ersteren ergänzt wurde.

Meiner lieben Frau widme ich diese beiden ersten Bände, weil sie das gesamte Manuskript in Maschinenschrift geschrieben, zahlreiche Zeichnungen mit Künstlerhand nach meinen Angaben entworfen und mir auf vielen Reisen vom roten Felseneiland Helgoland und den Gestaden der blauen Adria bis zu den Palmen und Korallenriffen Westindiens und Ceylons als ein allzeit treuer Helfer zur Seite gestanden hat.

Jena den 2. Dezember 1923.

L. Plate.

---

1) Der Eberswalder Forstzoologe Wolff hat es für richtig und für nötig gefunden, mir in der Z. f. Forst- u. Jagdwesen 1923 S. 602 „taktlose Ausfälle" gegen Haeckel, „peinliches Hervordrängen der eigenen Person gleich im ersten Dutzend Zeilen des Vorworts", „Hilflosigkeit und Gedankenarmut" bei Erörterung erkenntnistheoretischer Probleme u. dgl. vorzuwerfen. Ich bitte den Leser, das Vorwort des 1. Bandes durchzulesen und an der Hand des Registers zu vergleichen, was ich über meinen Amtsvorgänger gesagt habe, er wird dann sofort die Haltlosigkeit dieser Vorwürfe erkennen. Wolff liebt eine sehr kräftige Sprache. Als der Prozeß gegen Dr. Heilborn spielte, den ich durchfechten mußte, um die von jüdischer Seite gegen mich verbreiteten Verleumdungen zu widerlegen, was ja auch ohne Schwierigkeit gelang, da war der „Kollege" Wolff so liebenswürdig, die Studenten in der Zeitung aufzufordern, mit Ziegenhainer Stöcken gegen mich loszuziehen. Ein Professor, der zum Knüppelkomment anregt, ist sicherlich eine eigenartige, wenn auch sehr unerfreuliche Erscheinung. Da Wolff im übrigen mein „glänzendes Darstellungstalent" rühmt und meine Ausführungen als „klar und meisterhaft geordnet" bezeichnet, so erübrigt sich ein weiteres Eingehen auf diese Kritik an dieser Stelle, zumal ich ihm in derselben Zeitschrift geantwortet habe.

Inhaltsübersicht.







I. Kapitel.

Allgemeine Einleitung.

Die Sinnesorgane bilden eins der interessantesten Kapitel der tierischen Morphologie und Physiologie. Sie unterrichten den Organismus über seine Umgebung und befähigen ihn, auf deren Reize zweckmäßig zu antworten. Wie die folgenden Ausführungen und die zahlreichen Abbildungen dieses Buches beweisen, sind sie von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit. Auf je höherer Organisationsstufe ein Tier steht und je wechselvoller seine Lebensverhältnisse sind, um so zahlreicher, verschiedenartiger und komplizierter sind seine Sinnesorgane. Gleiche Existenzbedingungen rufen häufig in ganz verschiedenen Gruppen ähnliche, manchmal sogar fast gleiche Sinnesorgane hervor, aber trotzdem werden auch sie beherrscht von dem großen historischen Gesetz des Lebens, nach dem alles Gewordene nur verständlich ist im Spiegel seiner Vergangenheit. Da wir nicht selten in derselben Klasse ein bestimmtes Sinnesorgan, z. B. ein Auge, von ganz einfachen Zuständen bis zu äußerster Kompliziertheit verfolgen können, so regen sie an zum Nachdenken über die Triebkräfte organischer Vervollkommnung und werden uns in dieser Beziehung vielfach beschäftigen. Sie sind weiter die Eingangspforten der Seele, die nur über solche Empfindungen und Vorstellungen verfügt, die ihr durch Vermittlung der Sinnesorgane zugeführt worden sind. Der Tierpsychologe, der das Verhalten einer Tierart verstehen will, muß daher zunächst wissen, welche Sinnesorgane vorhanden sind und welche Reize auf sie einwirken.

Es ist nicht ganz leicht, eine scharfe Definition des Begriffs „Sinnesorgan“ zu geben. Mir erscheint diejenige als die beste, welche diese Organe zugleich morphologisch und physiologisch charakterisiert. Eine solche würde etwa lauten:

> Die Sinnesorgane sind ausgezeichnet durch **„Sinneszellen“**, welche für die Aufnahme bestimmter Reize eingerichtet sind, und ihre Erregung auf das Nervensystem übertragen. Sie unterrichten das Tier über Veränderungen der Umgebung oder des eigenen Körpers.

Danach wird das Sinnesorgan morphologisch bestimmt durch die Sinneszellen und deren Zusammenhang mit dem Nervensystem, durch dessen Vermittelung dann Reflexe, Empfindungen, Handlungen oder höhere psychische Leistungen (Gedanken, Willensentschlüsse) als weitere Folge der Reizung der Sinneszellen zustande kommen. Die einfachsten Sinnesorgane sind die einzeln stehenden Sinneszellen, wie sie in der



verschiedensten Form (1)[1]) überall im Tierreich vorkommen, vorausgesetzt daß schon eine Zelle als Organ bezeichnet werden darf.

Als „Sinneszellen" sehe ich alle Zellen an, welche für eine Reizaufnahme besonders eingerichtet sind und mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, mögen sie epithelial oder subepithelial liegen, in einen Neuriten übergehen oder fortsatzlos sein (**1**). Wir unterscheiden bei den Sinnesorganen:

1. die Reizenergie, den „Reiz", d. h. die mechanische, optische, thermische, chemische oder sonstige von außen kommende Energie oder auch eine innere Veränderung des Körpers, welche auf die Sinneszellen einwirkt;

2. den Reizzustand oder die Reizung der Sinneszellen, d. h. die Erregung (Steigerung der Lebensvorgänge), welche zu den zentralen Ganglienzellen weitergeleitet wird. Lähmungsreize kommen für die Sinnesorgane wohl nicht in Betracht, da sie erfahrungsgemäß nicht weitergeleitet werden. Die zentralen Ganglienzellen rechne ich nicht mehr zum Sinnesorgan, wie es zuweilen geschieht, sondern zum Nervensystem.

3. Die Reizwirkung (Reizerscheinung), welche durch die Ganglienzellen hervorgerufen wird. Sie besteht wohl immer in der Auslösung oder Hemmung einer Funktion, nämlich einer Muskelkontraktion, einer Sekretabsonderung oder einer psychischen Leistung, nicht in der Förderung des Wachstums.

Nach der obigen Definition stehen die Sinnesorgane immer mit dem Nervensystem in Verbindung und können als periphere Teile desselben angesehen werden. Wir werden also nicht von Sinnesorganen sprechen, wenn dieser Zusammenhang fehlt, wie z. B. bei den photosensibelen Blättern mancher Pflanzen, welche sich stets so einstellen, daß sie besonders günstig vom Licht getroffen werden und sogar besondere Zellen zum Auffangen des Lichts besitzen können. Ebenso dürfen der lichtempfindliche Pigmentfleck einer *Euglena* (**374—376**) oder die für mechanische Reize empfindlichen Rückenborsten der hypotrichen Infusorien oder andere derartige Apparate der Einzeller nicht als Sinnesorgane, sondern nur als „sensibele Organellen" bezeichnet werden. Alle zur Reizaufnahme dienenden Einrichtungen der Lebewesen, der Pflanzen wie der Tiere, der einzelligen und der vielzelligen Geschöpfe fasse ich als „Sensorien" zusammen.

Eine andere Schwierigkeit bei der Umgrenzung der Sinnesorgane ergibt sich daraus, daß das Protoplasma an sich sensibel ist und manche Reize auch ohne besondere Einrichtungen aufnehmen und empfinden kann. Die inneren Organe, Herz, Magen, Leber, Lunge, Nieren, Eierstöcke, Hoden usw. funktionieren ohne besondere Sinnesorgane, nur auf Grund der ihnen durch den Stoffwechsel gebotenen Reize. Die Magenzellen sezernieren z. B., wenn sie mit der Nahrung in Berührung kommen, haben diese also empfunden. Ferner sind die freien Nervenendigungen in der Haut vieler Tiere schmerzempfindlich für die Lösungen der verschiedensten Chemikalien (Säuren, Alkalien u. a.). Dieser „allgemeine chemische Sinn" besitzt im Gegensatz zu den Geruchs- und Geschmacksempfindungen keine besonderen Sinnesorgane. Wir rechnen einen Muskel, einen Magen, die Haut im all-

[1]) Eine fettgedruckte Zahl in einer Klammer verweist auf eine Abbildung; I bezeichnet den ersten Band dieses Werkes, in dem die Nummern der Figuren ungefähr den Seitenzahlen entsprechen.



gemeinen nicht zu den Sinnesorganen, obwohl sie durch ihre Nerven oder Epithelien Reize wahrnehmen können; aber sie orientieren das Geschöpf nicht über seine Umwelt oder seinen eigenen (normalen) Zustand und dürfen deshalb nicht zu den Sinnesorganen gerechnet werden, sonst wären alle lebenden Organe Sinnesorgane.

Durch die Sinnesorgane verständigt sich das Tier über die wechselvollen Verhältnisse seiner Umgebung oder über veränderliche Zustände des eigenen Körpers. Sie dienen nicht eigentlich der Erhaltung des Stoffwechsels, sondern der Anpassung der Lebenstätigkeit an die jeweiligen äußeren oder inneren Zustände und Ereignisse. Fehlt dieses Moment der Orientierung über die Umwelt, so wird man nicht von einem Sinnesorgan sprechen. Ein Stachel, eine Borste, die nur passiv zur Abwehr dienen, gehören nicht zu den Sinnesorganen trotz aller in ihnen vorhandenen Nervenendigungen; sie fallen aber unter diesen Begriff, wenn sie das Tier auf Druckreize aufmerksam machen. Im gegebenen Falle ist es oft schwer oder unmöglich, eine sichere Entscheidung zu treffen.

Eine gewisse Schwierigkeit bereitet ferner die morphologische Abgrenzung der Sinnesorgane. Ich zähle nur die Sinneszellen und die unmittelbar an ihrer Funktion beteiligten und neben ihnen liegenden Gewebe zu dem betreffenden Organ. Weiter abgelegene Hilfsorgane (Tränendrüse, Lider, Ohrmuschel u. dgl.) werden als Nebenapparate angesehen. Der Nerv gehört nur mit seinem distalen, mit den Sinneszellen verbundenen Abschnitt zum Sinnesorgan, im übrigen aber zum Nervensystem.

Das Charakteristische eines Sinnesorgans ist eine gesteigerte Befähigung zur Reizaufnahme, welche durch eigenartige „Sinneszellen“ oder durch besondere Ausläufer derselben bewirkt wird, und die Weiterleitung des Reizes zu einem nervösen Zentralorgan. Einrichtungen zur Reizaufnahme nenne ich Rezeptoren. Sie bestehen entweder aus der ganzen Sinneszelle (z. B. **1**d, **50**d, d^1 die Tastzelle, welche keine weitere Einrichtung erkennen läßt) oder aus einem Teile derselben, welcher den Reiz aufnimmt. Bei epithelialen Sinneszellen (**50**a, b, b^1) handelt es sich meist um Stiftchen, Stäbchen oder lange steife Tasthaare (**9** C), während sie bei subepithelialer Lage den Reiz durch distale Neuriten aufnehmen, welche sich baumförmig verästeln (**50**c, c^1, c^2) oder Knäuel (c^3) oder kolbige Geflechte (c^4) oder dgl. bilden. Wenn also soeben zwischen Sinneszellen und reizempfindlichen Nervenendigungen unterschieden wurde, so sind die letzteren, streng genommen, nur die distalen Teile von Sinneszellen, die aber sehr weit entfernt, z. B. im Rückenmark oder in einem Ganglion liegen können, so daß sie praktisch gar nicht mehr als Teile derselben erscheinen.

Die Rezeptoren sind in jedem Sinnesorgan für einen bestimmten Reiz, den sog. „adäquaten Reiz“, besonders empfindlich, viel mehr als eine gewöhnliche Zelle. Das Licht übt auf viele Zellen einen Reiz aus, wie die Blätter und Blüten vieler Pflanzen erkennen lassen. Ganz besonders starke Erregungen ruft es aber in den Retinazellen der Augen hervor und ist daher für diese der adäquate Reiz. Wird eine Sinneszelle von einem inäquaten Reiz getroffen, so wird er entweder nicht empfunden — die Retinazellen bemerken z. B. keine Gerüche —, oder er erzeugt dieselbe, wenn auch unvollkommenere Empfindung wie der adäquate Reiz. Der inäquate Reiz wird also in diesem Falle falsch gedeutet. Da die Protozoen auf mechanische, thermische,



chemische, galvanische und häufig auch auf Lichtreize reagieren, so hat man ihre Zelle als ein „Universalsinnesorgan“ angesehen. Manche Forscher haben freilich behauptet, die verschiedenen Reize würden nicht unterschieden, sondern sie erzeugten nur eine allgemeine Empfindung, die je nach der Reizintensität angenehm oder unangenehm sei. Dagegen spricht das Vorkommen spezifischer Sinnesorgane bei Protisten (roter Augenfleck der Euglenen, **376**; Tastborsten bei Infusorien) und die Tatsache, daß bei Infusorien und anderen Protozoen verschiedene Reize in ganz bestimmter Weise beantwortet werden, woraus man schließen muß, daß sie dieselben als verschieden empfinden. Schon die Amöben können Globulin- und Sandkörner, helle und dunkle Lichtstrahlen unterscheiden, letztere sogar in einem Abstande von ca. 100 μ (SCHAEFFER). Wir müssen danach die Protozoenzelle im allgemeinen — Ausnahmen mögen bei Parasiten vorkommen — als ein für verschiedene Reize und Empfindungen eingerichtetes Universalsinnesorgan ansehen. NAGEL hat die Ansicht vertreten, daß auch manche Sinnesorgane niederer Metazoen in ähnlicher Weise für mehrere Reizarten empfänglich seien, daß z. B. die Grubenkegel am Gaumen der Insekten (**270**) zum Tasten und Schmecken, oder die stäbchentragenden Sinneszellen an den Tentakeln der Actinien zum Tasten, Schmecken und zur Temperaturempfindung dienen sollten. Die Möglichkeit der Existenz solcher „Wechselsinnesorgane“ wird man zugeben müssen, aber wahrscheinlich sind sie nicht. Hochdifferenzierte Protozoen und niedere Metazoen stehen so weit auseinander, daß man von jenen nicht auf diese schließen kann. Alle Sinneszellen, die bis jetzt physiologisch genau untersucht sind, haben sich als für einen adäquaten Reiz eingerichtet erwiesen. Eine Ausnahme machen vielleicht einige Sinnesorgane (**40**, **47**, **53**), welche von 2 Nervenfasern versorgt werden und daher mit 2 Ganglienzellen in Verbindung stehen, die für verschiedene Reize empfänglich sein könnten. Da aber das zarte periphere Geflecht Aeste nach außen abgibt, so ist es mir wahrscheinlicher, daß es Reize von außen aufnimmt und zur Reizverstärkung dient. Die Aufnahmezone wird dadurch vergrößert. Kleinere histologische Unterschiede, z. B. große und kleine Grubenkegel, sind fast immer nachweisbar und können als Ausdruck verschiedener Funktionen gedeutet werden. In der Haut der Regenwürmer finden sich Sinnesknospen (**5**) von anscheinend einheitlichem Bau in ungeheuerer Zahl: da die Tiere auf taktische, thermische, chemische Reize reagieren und auch für Feuchtigkeitsunterschiede sehr empfänglich sind, so könnte man sie für Wechselsinnesorgane halten. Wahrscheinlich ist aber eine solche Hypothese nicht, da die sensibelen Elemente der Haut deutliche Unterschiede erkennen lassen; die alleinstehenden Sinneszellen (**7** *siz*) können der Feuchtigkeitsempfindung, die kleinen Knospen zum Riechen, die großen der taktischen Reizung und die freien Nervenendigungen der Temperaturwahrnehmung dienen. Weitere Bemerkungen über Wechselsinnesorgane findet der Leser am Schlusse dieser Einleitung.

Menschliche Sinnesorgane. Die Einteilung der Sinnesorgane kann erfolgen entweder nach dem subjektiven Prinzip der verschiedenen Empfindungen oder objektiv nach den verschiedenen Reizarten der mechanischen, chemischen, strahlenden oder sonstigen Energie. Die Empfindungen kennen wir nur von uns selbst, und das subjektive Prinzip läßt sich daher nur mit Vorsicht auf die Tierwelt übertragen.



Ob ein Schmetterling rot als rot wahrnimmt und süß in derselben Weise empfindet wie wir, läßt sich nicht feststellen. Eine vergleichende Darstellung der Sinnesorgane darf daher nicht allein von dieser Grundlage ausgehen. Trotzdem ist es ratsam, bei den Sinnen des Menschen etwas zu verweilen, da wir unwillkürlich die Sinnesleistungen der Tiere mit den unserigen vergleichen. Die landläufige Vorstellung, daß der Mensch 5 Sinne (Fühlen, Schmecken, Hören, Riechen und Sehen) besitzt, läßt sich wissenschaftlich nicht aufrecht erhalten, denn ihr liegt die irrige Auffassung zugrunde, daß Haut, Zunge, Nase, Ohr und Auge nur je eine Art von Sinnesempfindungen erzeugen. In Wirklichkeit ist schon die Haut der Sitz sehr verschiedener Sinnesempfindungen (Druck, Reibung, Wärme, Kälte, Schmerz u. a.), welche spezifisch sind, d. h. nicht ineinander übergehen, und daher als „Modalitäten" (HELMHOLTZ) unterschieden werden. Ebenso besteht der Geschmack aus mindestens 4 Modalitäten (süß, bitter, salzig, sauer), und der Geruch des Menschen zerfällt in ca. 9 verschiedene Empfindungen. Der statoakustische Apparat erzeugt mehrere besondere Wahrnehmungen (Lage, Bewegung, Schall). Dazu kommt eine Anzahl innerer Gefühle (Lust, Unlust, Wollust, Müdigkeit, Hunger, Durst, Harndrang u. a.), so daß die Zahl der menschlichen Sinne leicht auf 25 oder mehr berechnet werden kann. Innerhalb jeder Sinnesmodalität lassen sich viele ineinander übergehende „Qualitäten" aufführen, so die verschiedenen Töne und Farben. Unsere Sinne unterscheiden sich ferner dadurch, daß einige mit der Empfindung der Richtung, aus welcher der Reiz kommt, oder des Orts, wo sich die Reizursache befindet, verbunden sind. Besonders ist dies der Fall bei Berührungsreizen und in noch höherem Maße beim Sehen. Der Wert des Auges als wichtigsten Orientierungsmittels beruht darauf, daß es nicht nur die Existenz eines Gegenstandes feststellt, sondern auch seine Lage, Bewegung und Entfernung von uns. Weniger deutlich für den Menschen ist das „Lokalzeichen" beim Hören und Riechen und fehlt ganz beim Schmecken.

Auch bei Tieren erfolgt die Raumorientierung bei den Bewegungen in erster Linie durch das Auge, in zweiter durch das Tastgefühl der Haut, seltener durch Riechen oder andere Sinnesempfindungen. Tiere, welche in der Dunkelheit leben und keine oder nur verkümmerte Augen haben (Tiefsee- und Höhlenbewohner), besitzen daher in erster Linie stark entwickelte Tastorgane zur Regulation ihrer Bewegungen. Durch Riechen und Schmecken kann ein Tier sich weniger sicher im Raum orientieren, weil die Strömungen der Luft oder des Wassers die Reizursache häufig ablenken und ihre Wirkung abschwächen. Nur bei den Ameisen ist das Riechvermögen so stark entwickelt, daß die blinden oder fast blinden Arbeiter vieler Arten so lebhaft und sicher umherwandern und Orte von solcher Entfernung vom Nest finden und von dort wieder zurückkehren, als ob Augen sie hierbei leiteten. Die Schallwellen werden leicht von irgendwelchen Flächen zurückgeworfen und aus der ursprünglichen Richtung gedrängt. Da die Sinne ursprünglich und in erster Linie zur Orientierung über die Umwelt und zur Regulation der Bewegungen dienen, so muß das Auge als das wichtigste Sinnesorgan angesehen werden, da es für diese Zwecke besser geeignet ist als irgendein anderes Organ.

Ist es schon schwer, die Zahl der Sinnesorgane beim Menschen genau festzustellen, so ist dies für ein Tier unmöglich. Aus den Sinneszellen und ihrer Verbindung mit dem Nervensystem läßt sich

zwar fast immer erkennen, ob ein Sinnesorgan vorliegt oder nicht, aber das anatomische und histologische Verhalten gewährt sehr häufig keinen sicheren Anhalt, welche Reizart wahrgenommen wird. Geruchs- und Geschmacksorgane lassen sich bei niederen Tieren häufig nicht unterscheiden. Es steht jedoch fest, daß die Zahl der Sinnesorgane erstens abhängt von der Gesamthöhe der Organisation und zweitens von der Lebenslage. Manche niedere Wassertiere (Polypen, Würmer) scheinen nur Tast-, Temperatur- und ev. auch chemische Organe zu haben. Trotzdem aber sind sie vielfach imstande, eine ganze Anzahl verschiedener Reize voneinander zu unterscheiden, z. B. auch hell und dunkel, ohne Augen zu besitzen, nur auf Grund einer allgemeinen Hautlichtempfindlichkeit. Der Einfluß der Umwelt kommt darin zum Ausdruck, daß Gehörorgane mit Sicherheit erst bei landbewohnenden Tieren auftreten, weil die Wassergeschöpfe nicht imstande sind, Schallwellen zu erzeugen; in dem Verlust der Augen bei Einwanderung in dunkle Gebiete, in der Aenderung der Sinnesorgane beim Uebergang vom Wasser- zum Landleben und ganz allgemein darin, daß die Zahl der Sinnesorgane sich nach den Lebensverhältnissen richtet. So ist sie bei Parasiten und festgehefteten Tieren allgemein viel geringer als bei freier Lebensweise. Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse besitzt kein Lebewesen Sinnesorgane zur Wahrnehmung langwelliger elektrischer oder magnetischer Erscheinungen, wahrscheinlich weil diese an allen Objekten immer nur vorübergehend auftreten und weder nützen noch schaden, also keine biologische Bedeutung haben. Abgesehen von den sich doch immer nur vereinzelt und in weiter Entfernung vom Erdboden zeigenden Gewittern sind alle großen elektrischen Phänomene künstlich vom Menschen erzeugt. Bei der Vielseitigkeit der tierischen Existenzbedingungen ist es sehr gut möglich, daß einige Tiere gewisse Energien wahrnehmen können, welche dem Menschen verschlossen sind. Es fehlen aber nach dieser Richtung hin positive Beweise. Die Fähigkeit der Raupen und Ameisen, auf ultraviolette Lichtstrahlen zu reagieren, beruht nicht darauf, daß sie ein Spektrum von größerer Ausdehnung als wir wahrnehmen, sondern darauf, daß ihre lichtbrechenden Teile im Ultraviolett fluoreszieren und sie dieses auch für unser Auge wahrnehmbare Licht sehen.

Allbekannt ist, daß die Schärfe der Sinnesorgane bei Tieren oft viel größer ist als bei Menschen, daß manche von ihnen also besser sehen, riechen, hören als wir. In dieser Beziehung sind nicht nur viele Säugetiere und Vögel uns überlegen, sondern selbst wirbellose Tiere, wie das oben erwähnte Beispiel des Geruchsvermögens der Ameise beweist. Die Männchen mancher Schmetterlinge wittern die Weibchen auf sehr weite Entfernungen, während wir an den letzteren nichts riechen. Trotzdem übertreffen die menschlichen Sinnesorgane alles in allem die tierischen weit an Vielseitigkeit und Qualität der Leistungen, weil sie im Dienste eines hoch entwickelten Gehirns stehen. Es ist ferner beachtenswert, daß die Leistungsfähigkeit eines Sinnesorgans nicht immer parallel geht seiner morphologischen Komplikation. Sie hängt offenbar in erster Linie ab von der Sinneszelle, deren feinerer Bau sich meist der Beurteilung entzieht. Unter den im allgemeinen bezüglich ihrer psychischen Leistungen recht tiefstehenden Seeigeln zeigen z. B. die violetten Kölbchen von *Centrostephanus* eine ebenso feine Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede wie der Mensch, ohne besondere Hilfseinrichtungen (Linsen) zu besitzen.

Für die menschlichen Sinnesorgane sind **3 allgemeine Gesetze** festgestellt worden, von denen anzunehmen ist, daß sie mutatis mutandis auch für die Tierwelt gelten werden, das Gesetz der unteren und oberen Empfindlichkeitsgrenze, dasjenige der spezifischen Energie (Disposition) der Sinnesorgane und dasjenige der Unempfindlichkeit gegen Dauerreize. Das erste besagt, daß ein Sinnesorgan nicht alle Grade (Intensitäten) des adäquaten Reizes wahrnimmt, sondern nur einen Teil derselben. Eine Empfindung erfolgt erst, wenn nach unten zu der „Schwellenwert" erreicht ist, und sie hört auf, wenn nach oben zu die „Reizhöhe" (der „maximale Reiz") überschritten wird.

Wie aus der folgenden Uebersicht [1]) hervorgeht, wirkt nur ein ganz kleiner Teil der Aetherwellen als Licht auf unsere Sinnesorgane ein, während die übrigen elektromagnetischen Strahlen überhaupt nicht direkt wahrgenommen werden.

0,002 μμ – 1,2 μμ Röntgenstrahlen	unerforscht	20–396 μμ ultraviolette, chemisch stark wirksame Strahlen	397–431 μμ violett · 580 gelb · 660–760 μμ rot Licht	800 μμ – 350 μ ultrarot (infrarot) = Wärmestrahlen	–2 mm unerforscht	– 2 m HERTZsche Wellen	–32 km Funkentelegraphie	–4000 km Wechselstrommaschinen

Unser Auge wird nur gereizt von Aetherschwingungen, welche eine Länge haben von 397 μμ (Millimikron = Millionstel eines Millimeters) bei violett bis zu 760 μμ bei rot. Was darüber und darunter ist, bleibt uns verborgen. Man steht staunend vor der Tatsache, daß unser Auge solche kleine Unterschiede der Wellenlänge wahrnimmt, und daß die ganze Farbenpracht der Welt auf ihnen beruht. Die ultraroten Strahlen werden von der Retina nicht wahrgenommen, was für sie von Vorteil ist, denn andernfalls würde die ultrarote Strahlung der Netzhautgefäße die Sinneszellen beständig reizen und sie nicht zur Ruhe kommen lassen. Die ultravioletten Strahlen werden nicht empfunden, weil sie von den Augenmedien, besonders von der Linse, vorher absorbiert werden. Die Luftwellen, welche unser Ohr empfindet, liegen zwischen 11 und 50000 Schwingungen in der Sekunde, die musikalischen Töne umspannen sogar nur 40—4700 Schwingungen. Es ergibt sich also, daß unsere Sinnesorgane nur durch einen Teil der in ihrer Umgebung auftretenden Aether- und Luftwellen gereizt werden.

Das von JOHANNES MÜLLER aufgestellte Gesetz der spezifischen Energie der Sinnesorgane besagt, daß jedes Sinnesorgan alle noch so verschiedenen Reize in derselbe Weise empfindet. Ein Auge erhält immer nur einen Lichteindruck, gleichgültig ob seine Sinneszellen durch Aetherwellen, Druck, thermische oder elektrische Reize in Erregung versetzt werden. Ebenso erzeugt jede Reizung der Gehörzellen eine Schallempfindung. Statt von Energie zu sprechen, sagt man besser „Gesetz der spezifischen Disposition der Sinnesorgane" (NAGEL). Das dritte Gesetz besagt, daß ein in gleicher Stärke andauernder Reiz nur zuerst empfunden wird. Beim Eintritt in ein wärmeres Zimmer bemerken wir nur anfangs den Temperaturunterschied und nehmen den Druck der Kleider, das Ticken einer Wanduhr nach einiger Zeit nicht mehr wahr. Durch diese Gewöhnung an

1) Vgl. KUHN, Das Spektrum der elektromagnetischen Wellen. Nat. Wochenschrift, 1922, 449.

Dauerreize wird eine Ueberreizung vermieden. Dieses „Gesetz“ wird besser als „Regel“ bezeichnet, da Ausnahmen vorkommen; es scheint wenigstens, daß unsere statischen Organe andauernd den Tonus der Muskeln beeinflussen, und ebenso scheint es phototaktische Geschöpfe zu geben, welche sich andauernd einer starken Lichtquelle entweder zu- oder von ihr abwenden.

Als ein 4. allgemeines Gesetz können wir den Satz von der biologischen Reizsphäre aufstellen: ein jedes Tier antwortet nur auf diejenigen Sinneseindrücke, welche seiner Lebenssphäre angehören, also von biologischer Bedeutung sind, es sei denn, daß der Reiz so stark ist, daß er eine Schmerzempfindung hervorruft. Obwohl ein Frosch hören kann, reagiert er nicht auf die menschliche Stimme oder unsere Musikinstrumente; auf eine Eidechse oder einen Hund macht es keinen Eindruck, wenn man ihnen ein Buch oder sonst irgendeinen unbekannten Gegenstand zeigt. Ein Hund beachtet selbst ein ausgestopftes Exemplar oder sein Spiegelbild in der Regel nicht. Solche Tatsachen beweisen, daß der vom Sinnesorgan aufgenommene Reiz nach einem Zentralorgan geleitet wird und erst hier das Verständnis desselben und die Auslösung der Antwort erfolgt. Diese tritt nur dann ein, wenn die zentralen Ganglienzellen entweder durch Vererbung so eingerichtet sind, daß sie den Reiz weiterleiten (Reflex oder Instinkt) oder bei höheren Tieren, wenn sie durch Erfahrung die biologische Bedeutung eines sinnlichen Eindrucks kennen gelernt haben. Ein Hühnchen muß erst von einer Biene gestochen werden, ehe es aufhört, nach ihr zu picken. Die Vögel und Säuger auf menschenleeren Inseln sind zuerst ohne Furcht. Aus diesem Gesetz der Reaktion auf nur biologisch bedeutungsvolle Reize ergeben sich oft große Schwierigkeiten für die experimentelle Prüfung, ob bei einem Tier eine bestimmte Sinnesempfindlichkeit, z. B. Hörfähigkeit, vorhanden ist oder fehlt. Ein negativer Befund beweist nichts, da möglicherweise nicht die richtigen biologischen Reize angewandt worden sind, und ein positiver kann darauf beruhen, daß eine Schmerzreaktion ausgelöst wurde. Der Weltkrieg hat gezeigt, daß bei Vögeln und Säugern das Lernen durch Erfahrung oft ganz erstaunlich langsam erfolgt. Buchfinken und Amseln schmetterten ihre Lieder trotz stärksten Gewehrfeuers, Fuchs- und Hasenspuren liefen durch die Drahtverhaue, Rebhühner balzten zwischen den Schützengräben, eine Schnepfe brütete 60 m hinter einem Graben, der täglich starkes Artilleriefeuer bekam, und eine Schwalbe zog ihre Jungen in einem Unterstand groß, welcher mit Giftgasen reichlich belegt worden war.

Da unser ganzes Wissen und unsere Weltanschauung auf den sinnlichen Eindrücken beruht, ist es wichtig, sich davon Rechenschaft zu geben, wie ungenau und unvollständig unsere Sinnesorgane arbeiten. Nach dem MÜLLERschen Gesetz geben uns die Sinnesorgane nicht ein wirkliches Bild der Umwelt, sondern sie spiegeln nur ihre Eigenart in uns wieder. Derselbe Reiz, z. B. ein elektrischer Strom, wird vom Auge als Licht, vom Ohr als Schall, von der Haut als Berührung oder Schmerz, von der Zunge als Geschmack empfunden. Nach dem Gesetz der Empfindlichkeitsgrenzen wirken sehr viele Veränderungen der Umwelt überhaupt nicht auf unsere Sinne ein und bleiben uns daher vollständig verborgen. Dazu kommen die vielen Sinnestäuschungen, die sich nur durch Beobachtungen von verschiedenen Standpunkten aus oder durch gegenseitige Kontrolle der Sinnesorgane beseitigen lassen.



Eine weitere Quelle von Täuschungen entsteht dadurch, daß die Erregungen zwar durch die Sinnesorgane hervorgerufen werden, aber doch erst in den Zentralorganen bewußte Empfindungen erzeugen. Beim Menschen kommen diese in den Ganglienzellen bestimmter Felder der grauen Gehirnrinde (vgl. I, S. 562 ff.) zum Bewußtsein. Wir sehen also nicht mit dem Auge, sondern mit einem Teil der grauen Rinde des Hinterhauptlappens. Wird diese Stelle durch irgendeine andere Ursache gereizt, so entsteht eine Gesichtshalluzination; wir sehen z. B. im Traum eine Person mit aller Deutlichkeit vor uns, ohne daß ein Lichtstrahl ins Auge gelangt ist. Dabei verlegt unser Bewußtsein die Erregungsursache dorthin, wo sie ihrer Modalität nach sich gewöhnlich befindet, also Gesichts-, Gehör- und Geruchsempfindungen in den umgebenden Raum, Gefühle in die Haut, Geschmack in die Zunge. Erkrankungen der sympathischen Nerven des Herzens werden als Schmerzen in der Hand oder des Armes empfunden, solche der Leber in der Gegend des Schulterblattes, weil die sensiblen Sympathicusfasern des Herzens zusammen mit den Fasern aus dem Arme in das Rückenmark gelangen und nun die Schmerzursache falsch projiziert wird. Gegen diese übliche Erklärung möchte ich einwenden, daß die Erregungen auch in den Sympathicus der Haut ausstrahlen und in dieser Schmerzen verursachen können. Angesichts dieser vielen Fehlerquellen wird der Mensch darauf verzichten müssen, das eigentliche Wesen der materiellen Vorgänge in seiner Umgebung zu ergründen. Das „Ding an sich“ wird uns stets verborgen bleiben. Dennoch brauchen wir nicht auf die Erforschung der Wirklichkeit zu verzichten. Unsere Sinnesorgane liefern uns zwar kein Bild der Umwelt, aber sie geben uns doch Zeichen (Helmholtz) von den Veränderungen derselben. Diese Zeichen gestatten uns bis zu einem gewissen Grade die Erforschung der Wirklichkeit, weil gleiche äußere Veränderungen in demselben Sinnesorgan auch gleiche Empfindungen erzeugen. So entstehen 2 parallele Reihen, welche in gesetzmäßigem Zusammenhang stehen und gestatten, von der einen Schlüsse auf die andere zu ziehen. Die dabei vorkommenden Fehler lassen sich durch wiederholte Beobachtung und durch gegenseitige Kontrolle der Sinnesorgane aufdecken.

Die **Einteilung der Sinnesorgane** erfolgt am besten nach einem doppelten Prinzip, indem die Verschiedenartigkeiten der die Reize bewirkenden Energien und der bei uns ausgelösten Empfindungen zugrunde gelegt werden. Durch einen mehr oder weniger sicheren Analogieschluß übertragen wir unsere Empfindungen auch auf die Tiere. Welche Energie als adäquater Reiz auf ein Sinnesorgan einwirkt, läßt sich in der Regel experimentell prüfen. Ueber die Empfindungen eines Tieres können wir nichts Sicheres aussagen. Trotzdem wäre es verkehrt, dieses psychologische Gebiet zu vernachlässigen. Wenn ein Krebs durch Vermittlung seiner statischen Organe sich bemüht, seine Bauchseite dem Boden zuzukehren, so müssen wir daraus schließen, daß er diese Stellung als angenehm empfindet. Ohne eine solche Hypothese bleibt das Benehmen des Tieres unverständlich. Wenn ein Tier durch den Anblick oder den Geruch der Nahrung herbeigelockt, durch andere Reize verscheucht wird, so kommen wir ohne die Annahme von Empfindungen nicht aus. Die rein mechanische Betrachtungsweise, welche sich mit der Feststellung der Bewegungsvorgänge begnügt, ist gewiß exakter, aber trotzdem unvollständig. Wir halten daher im folgenden an der Einteilung der Sinnesorgane nach objektiven und



subjektiven Merkmalen fest. Das Experiment klärt in vielen Fällen darüber auf, ob das Tier ein bestimmtes Sinnesorgan in derselben oder in ähnlicher Weise benutzt, wie wir z. B. unsere Augen, unsere Nase oder unser Ohr verwenden, und per analogiam dürfen wir dann dem Tier dieselben oder ähnliche Empfindungen und dem Organ eine ähnliche Funktion wie bei uns zuschreiben. Ein solcher Schluß ergibt sich häufig schon aus dem anatomisch-histologischen Bau des Organs selbst oder seiner Nebenapparate. Wir kommen, wenn wir vom Menschen ausgehen, zu folgender

Physiologisch-objektive Reizarten	**Einteilung der Sinnes- oder Rezeptionsorgane**	Psychologisch-subjektive Empfindungsarten
I. mechanische Energie	berührender Körper: 1. Tastorgane (Tangorezeptoren)	Berührung, Reibung, Druck, Stoß, Erschütterung, Kitzel. Schmerz u. a.
	der Erdschwere: 2. Statische Organe (Statorezeptoren)	Lage im Raum, passive Bewegungen, Drehungen
	der Luftschwingungen: 3. Gehörorgane (Phonorezeptoren	Geräusche, Töne
II. thermische Energie (ungeordnete Molekularbewegung)	4. Temperaturorgane (Thermorezeptoren)	Wärme. Kälte
III. chemische Energie sich zersetzender Körper	von Gasen: 5. Geruchsorgane (Stiborezeptoren)	Geruchsempfindungen
	von Lösungen: 6. Geschmacksorgane (Gustorezeptoren)	Geschmack
IV. strahlende Energie elektromagnetischer Wellen	7. Lichtorgane (Photorezeptoren)	Lichtempfindungen, Bilder, Farben

Zu diesen 7 bekannten Sinnesorganen kommt noch eine sehr merkwürdige erst in jüngster Zeit näher studierte Gruppe, welche ich Tonus erregende Sinnesorgane nennen will. Sie erzeugen beim Menschen keine uns bewußt werdende Empfindung. Sie nehmen taktische Reize auf und leiten die Erregung ihrer Sinneszellen zu bestimmten Muskeln, deren Tonus und Energie sie beeinflussen. Die Sinneskölbchen am Schirmrande der Medusen, das Labyrinth der Wirbeltiere und die Halteren der Dipteren gehören hierher; die letzteren dienen allein dieser Aufgabe, während die ersteren zugleich statische Organe sind. Eine Meduse ohne Sinneskolben vermag ihre Glocke nicht mehr zu kontrahieren, und eine *Tipula*-Mücke ohne Halteren bewegt ihre Beine nur schwerfällig. Die den Bewegungsmuskeln durch taktische, optische oder sonstige Reize zugeführte Erregung genügt nicht, sondern bedarf der Verstärkung durch jene Sinnesorgane. Diese sind in theoretischer Hinsicht höchst interessant, weil sie in derselben Weise wirken wie der Wille bei den höheren Geschöpfen, der ja ebenfalls den betreffenden Muskeln nervöse Energie zuleitet; man wird danach annehmen dürfen, daß das Willenszentrum aus Ganglienzellen besteht, welche ihre Erregungen den Muskeln zur Energieverstärkung zuführen. Für die Anthomedusen ist eine ebensolche Bedeutung den Augen zugeschrieben, aber nicht bewiesen worden. Andererseits beeinflussen die Augen vieler bilateraler Wirbelloser den Tonus der Bewegungsmuskeln, denn wenn ein Auge ausgeschaltet wird, tritt in der Regel zuerst Kreisbewegung ein, so namentlich bei Krebsen und Insekten. Von uns selbst kennen wir ferner viele innere Gefühle: Wohl-

behagen, Unlust, Müdigkeit, Wollust, Hunger, Durst, Muskelgefühl, Stuhldrang u. dgl., dazu noch viele Gefühle bei pathologischen Veränderungen (Jucken, Kitzel, Spannung, Schwere, Schwindel, Atemnot u. a.), welche durch die besonderen Zustände der Organe erzeugt werden, für die aber keine eigenen Sinnesorgane nachgewiesen sind, sondern die vermutlich durch die freien Nervenendigungen oder die eingelagerten Tastkörper und sympathischen Ganglien hervorgerufen werden.

Die Sinnesorgane sind so außerordentlich vielgestaltig, daß ihre Einteilung noch nach anderen Gesichtspunkten erfolgen kann. Ich unterscheide zunächst uni- und plurimodale Organe, je nachdem sie nur eine oder mehrere Sinnesmodalitäten erzeugen. Erstere kann man auch einfache, letztere komplexe Organe nennen. Die Augen der meisten Wirbeltiere und Arthropoden nehmen Hell und Dunkel, Formen und Farben wahr, vermitteln also drei ganz verschiedene Empfindungen, und das Labyrinth der Vögel und Säuger dient zur Tonusverstärkung, zur Lageempfindung und zum Hören. Nach dem MÜLLERschen Gesetz darf man annehmen, daß für jede Modalität besondere Sinneszellen vorhanden sind, was die histologische Untersuchung vielfach, wenn gleich nicht immer, bestätigt. Umgekehrt ist die Annahme eines plurimodalen Organs berechtigt, wenn nebeneinander verschiedene Sinneszellen vorkommen, so z. B. in den Sinneskegeln auf dem Fühlerendglied der Diplopoden (**24** *k*) 3 Sorten (sx^1, sx^2, sx^3), welche vermutlich zum Tasten, Riechen und zur Temperatur- oder Feuchtigkeitsempfindung dienen. Die plurimodalen Organe leiten über zu der nicht seltenen Erscheinung einer Anhäufung ganz verschiedener Sinnesorgane an derselben exponierten Körperstelle, wobei sie aber scharf voneinander abgesetzt sind; so bestehen die Rhopalien der Scyphomedusen (**96**) aus statischem Organ, Auge und Geruchsgrube, die Hinterfühler der Pulmonaten aus Tastzellen, Riechzellen und Auge, das HANCOCKschen Organ der Bulliden (**252**, **253**) aus einer Schmeck-, Tast- und Riechzone und das Labyrinth der Amnioten aus einem statischen und einem akustischen Apparat. Nach der Lage kann man äußere Sinnesorgane auf oder in der Haut und innere unter der Haut unterscheiden. Beide lassen sich aber nicht immer scharf unterscheiden, denn um besser geschützt zu sein, wandern die ersteren oft in Einstülpungen der Haut hinein, in den Mund, in die Nasenhöhle, Mantelhöhle u. dgl. Bei den Wirbellosen sind die Sinnesorgane ganz überwiegend Hautorgane und zeigen noch die ursprüngliche Lagerung. Liegen sie einmal ausnahmsweise im Innern des Körpers, wie z. B. die statischen Organe der meisten Mollusken neben den Pedalganglien im Fuße, so prägt sich die Beziehung zur Haut meistens noch in der Ontogenie aus, indem sie durch Einstülpung der Haut angelegt werden. Eine Ausnahme machen die invertierten Augen der Plathelminthen und Anneliden, welche meist unter der Haut liegen und auch dort entstehen, weil die Haut lichtdurchlässig ist. Entsprechend ihrer höheren Organisationsstufe finden wir bei den Wirbeltieren eine ganze Anzahl von Sinnesorganen unter der Haut, z. B. PACINIsche Körperchen im Peritoneum, in den Mesenterien, in der Blasenwand. Sehr weit nach innen, nämlich bis in den Schädel hinein, wandert das statoakustische Organ, geht aber ontogenetisch ebenfalls aus einer Hauteinstülpung hervor. Für das Auge der Wirbeltiere, welches nach seiner Ontogenie als ein nach außen verlagerter Teil des Zwischenhirns zu gelten hat, ist es sehr wahrscheinlich, daß es phyletisch zuerst in der Medullar-



rinne, also einem Teil der Haut entstanden ist und erst durch den Verschluß dieser Rinne nach innen verlagert wurde (**604**, **709**). Dasselbe gilt für andere im zentralen Nervensystem gelegene Sinnesorgane der Chordaten (Infundibularorgan des *Amphioxus*, I **480**; Auge und statisches Organ der Ascidien, I **477**).

Schwer durchführbar ist die Einteilung von SHERRINGTON nach der Herkunft des Reizes in exterozeptive Sinnesorgane, wenn der Reiz von außen kommt und die äußere Oberfläche des Organismus trifft; in interozeptive, wenn er, von außen kommend, eine innere Oberfläche erregt, und in propriozeptive, wenn der Reiz aus dem Körper stammt. Hiergegen spricht namentlich, daß nicht selten dasselbe Organ, z. B. der Vestibularapparat oder ein PACINIsches Körperchen bald von außen, bald von innen gereizt wird. Ebensowenig befriedigen Einteilungen nach den subjektiven Kriterien des Bewußtwerdens, der Lust- oder Unlustempfindung. Wir sehen nur das, worauf sich unsere Aufmerksamkeit konzentriert, und der Mikroskopiker läßt daher mit Absicht das neben dem Instrument befindliche Auge offen. Ebensowenig bemerken wir die harte Stuhlkante oder die Kälte des Fußbodens, wenn wir einer fesselnden Rede lauschen. Die Erregungen der statischen Organe führen zu meist unbewußt bleibenden Reflexen, die in der Stellung der Gliedmaßen und Augen (**88**—**90**), sowie im Muskeltonus sich äußern. Wir halten uns daher im folgenden hauptsächlich an die objektive Einteilung nach der Reizart.

Der morphologische Aufbau der Sinnesorgane ist außerordentlich verschiedenartig. Im einfachsten Falle besteht er nur aus einer Zelle (**1**a), während in den komplizierten Organen, etwa im statoakustischen Apparat oder im Auge des Menschen, viele Tausende der verschiedensten Zellen zusammenwirken. Im allgemeinen kann man unterscheiden:

I. die Sinneszellen, welche die Reize aufnehmen und ihre Erregung auf das Nervensystem übertragen.
II. Hilfszellen, welche die Sinneszellen stützen, zusammenhalten, schützen oder sonstwie fördern.
III. Einrichtungen zur Reizverstärkung (Stimulatoren).
IV. Einrichtungen zur Weiterleitung der Reize.
V. Einrichtungen zur Verstärkung der zentralen Erregung.
VI. Nebenapparate außerhalb des eigentlichen Sinnesorgans.

I. Die Sinneszellen (**1**) sind die wichtigsten Elemente des Sinnesorgans. Sie liegen epithelial oder subepithelial und nur selten tief eingesenkt im Bindegewebe (z. B. PACINIsche Körperchen im Periost) oder im zentralen Nervensystem. Sie sind entweder Neuronen (**1** *a*, *b*, *b'*, *b''*) oder stehen mit solchen im engsten Zusammenhang (*c*, *d*). Ontogenetisch entstammen sie fast immer dem Ektoderm. Die Aufnahme der Reize kann in vielen Organen auch ohne echte Sinneszellen erfolgen, so daß wir folgende 5 Fälle unterscheiden.

1. Reizaufnahme durch den Zellkörper eines peripheren Neurons, einer primären Sinneszelle (**1** *a*). Er liegt meist zwischen den Epithelzellen als eine schmale spindelförmige Zelle, welche sehr häufig an ihrem freien Ende in ein Stiftchen ausläuft und mit diesem die Oberfläche des Epithels überragt. Das andere Ende der Zelle geht in eine Nervenfaser, den Neuriten, über, welcher in einen Nerven eintritt oder auch durch Dendriten mit einer anderen



Ganglienzelle zusammenhängt. Diese Nervenfaser beweist, daß die Sinneszelle als ein unipolares Neuron anzusehen ist (vgl. I, S. 124). Man nennt derartige Sinneszellen primäre oder auch wohl Sinnesnervenzellen. Sie sind bei Evertebraten sehr verbreitet. Bei Wirbeltieren kommen sie in der Riechschleimhaut (**275**, **294**, **298**) und, wie ich glaube, auch in der Retina vor. In vielen Fällen rückt die primäre Sinneszelle mehr in die Tiefe (I, **360** *f*; in diesem Bande **1** *b*, *b'*; **4**), erstreckt sich aber durch einen einfachen oder verästelten Fortsatz bis zum Epithel oder sogar über dieses hinaus in eine Borste. Im feineren Bau sind die primären Sinneszellen sehr verschiedenartig, doch bleibt es fraglich, ob dieser Eindruck nicht durch die Schwierigkeit der Untersuchung vorgetäuscht wird. In vielen Fällen setzt sich die Nervenfaser mit einer oder mit mehreren Neurofibrillen durch den Zellkörper bis zum distalen Pole fort, um hier entweder frei auszulaufen oder in das der Zelle außen aufsitzende Stäbchen bzw. in mehrere Stäbchen überzugehen (**329**). Wenn nun in den Sinneszellen solche Neurofibrillen noch nicht gefunden sind, so sind sie vielleicht übersehen worden. Die äußeren Härchen, Stiftchen oder Stäbchen der Sinneszellen sind als die eigentlichen Rezeptoren anzusehen und vielfach durch starke Lichtbrechung ausgezeichnet. Manchmal liegt ein solches glänzendes Korn an den Enden der Stäbchen (**463**) oder auch dem Ende der fadenförmig ausgezogenen, aber stäbchenlosen Sinneszelle (**16**), und ersetzt dann wohl das Stäbchen. In anderen Fällen, namentlich bei den „Skolopalzellen“ der Chordotonal- und Gehörorgane der Arthropoden, liegt das Stiftchen im Innern des distalen Zellendes (**133** *Sti*) und weist nicht selten ebenfalls ein glänzendes Korn auf (**134** *Stk*), (**266** *RSt*). Die Häufigkeit solcher verdichteter Plasmagebilde in ganz verschiedenen Sinneszellen spricht für ihre Bedeutung bei der Reizaufnahme. Daher sehe ich auch in dem Spiralstab der Stäbchen und Zapfen der Retinazellen mancher Wirbeltiere (**644** A) nicht ein stützendes, sondern ein perzipierendes Element. Um die Zahl solcher rezeptorischen Stiftchen möglichst groß zu machen, rücken sie bei Sehzellen der Wirbellosen zuweilen an die lange Seite der Zelle, und liegen dann im Innern derselben (**531**, **602** *d*) oder außen (**602** *e*), wobei sie untereinander zu einem „Rhabdom“ verschmelzen können (*f*).

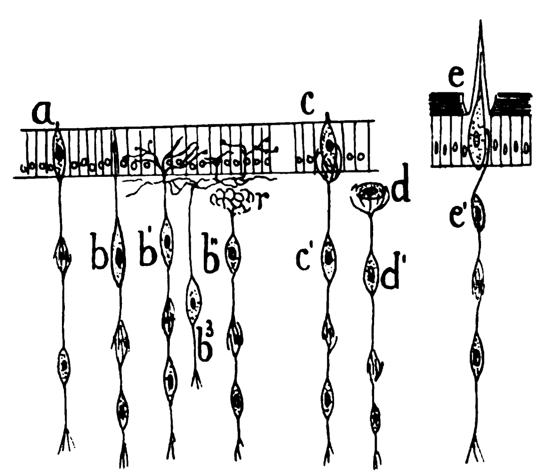


Fig. 1. Schemata der verschiedenen Sinneszellen. *a* primäre Sinneszelle (Sinnesnervenzelle)- d. h. ein unipolares sensibles Neuron, *b*, *b'* freie Nervenendigung einer subepithelialen sensiblen Ganglienzelle (bipolar), *b''* sensible Ganglienzelle, welche in ein Endreticolar (*r*) übergeht, *c* sekundäre Sinneszelle, welche von den Dendriten der bipolaren Ganglienzelle *c'* umsponnen wird, *d* die sekundäre Sinneszelle ist subepithelial gerückt (sog. Tastzelle), *e* sekundäre Sinneszelle im Tasthaar eines Arthropoden, an welche sich der Neurit von *e'* anlegt, *e* ist zugleich Erzeugerin der Borste (trichogene Zelle). Nach anderer Auffassung ist nur *e'* sensibel. Orig.

2. Reizaufnahme durch sog. freie Nervenendigungen. Wenn die Sinneszellen (Neuronen) aus dem Epithel in die Tiefe gerückt sind, können sie mit ihm durch einen einfachen oder verästelten Neuriten (**1** *b*, *b'*) in Zusammenhang bleiben. Man spricht dann von „freien Nervenendigungen". Diese können auch in der Cuticula (**11**) oder im subepithelialen Bindegewebe der Haut (**1** *b''*), der Drüsen, der Muskeln und anderer Organe aufhören. Solche Nervenendigungen sind in allen Abteilungen des Tierreichs und in den verschiedensten Organen sehr häufig und dienen dazu, die auf das Gewebe ausgeübten Reize aufzunehmen und den Zentralorganen zuzuleiten. Sie bilden nicht selten subepitheliale netzartige Verflechtungen, sog. Plexus (**1** b^3), von denen aus Aeste vertikal ins Epithel eindringen, oder sie bilden in der Unterhaut Geflechte, sog. Reticolaren (**1** *r*). Ganz besonders mannigfaltig sind solche Endorgane im Corium der Wirbeltiere, wo durch bindegewebige Kapseln die verschiedensten „Tastkörperchen" (**50** c^3, c^4) aus ihnen hervorgehen.

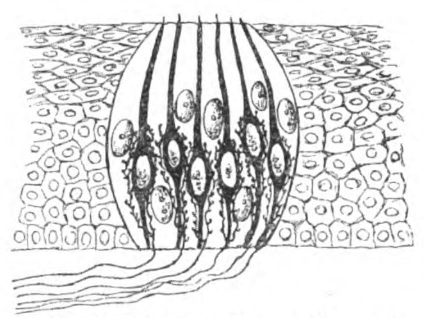


Fig. 2. Sekundäre Sinneszellen in der Geschmacksknospe eines Säugers, schematisch. Sinneszellen schwarz, Stützzellen dazwischen hell. Die Sinneszellen werden von Nervenfasern umsponnen. Nach BOAS.

Bei *Lumbricus* umspinnen die freien Nervenendigungen auch die einzelnen Sinneszellen der Epidermis, und dasselbe Verhalten ist bei den subepithelialen Gruppen von Sinneszellen von *Helix* beobachtet worden. Man kann daraus wohl nur schließen, daß die Erregung der Sinneszelle bis zu einem gewissen Grade auf die freien Endigungen übergeht, und daß diese Zelle also gleichzeitig primär und sekundär ist. Damit ist die Möglichkeit gegeben, die phyletische Entstehung der sekundären Sinneszellen aus den primären, welche zweifellos die ursprünglichen sind, zu verstehen durch die Annahme, daß der Neurit einer so umsponnenen Zelle sich rückbildete. Wie weiter unten bei der Besprechung der Phylogenie der Tastorgane geschildert werden wird, glaube ich nicht, daß die Tastzellen der Wirbeltiere auf diesem Wege entstanden sind; sollten aber bei Evertebraten sekundäre Sinneszellen vorkommen, so muß an diese Möglichkeit gedacht werden.

3. Reizaufnahme durch sekundäre Sinneszellen. Es sind dies fortsatzlose Zellen, welche in Kontakt stehen mit oder umsponnen werden von den Dendriten oder sonstigen Endausläufern einer Nervenzelle und den Reiz auf diese übertragen. Sie sind mit Sicherheit nur bekannt von Wirbeltieren und treten entweder als Epithelzellen auf (**1** *c*; Geschmackszellen, **2**; Labyrinthzellen) oder sie liegen in der Tiefe der Haut als sog. Tastzellen (**1** *d*) oder in anderen Organen, wohin sie vermutlich immer durch Auswanderung aus dem Ektoderm gelangt sind. Nach VIALLANES finden sich sekundäre Sinneszellen bei Arthropoden in den Tastborsten und übertragen den Reiz auf eine ihnen angeschmiegte häufig mit einem Knöpfchen endigende Nervenfaser, während nach anderer Auffassung die in der Borste befindliche Zelle nur deren Ausscheidung besorgt, und die zur Nervenfaser gehörige Zelle eine sensible Ganglienzelle ist (**1** *e*). Ursprünglich und auch jetzt

noch vielfach wurde *e* als primäre Sinneszelle gedeutet, welche direkt in die Faser sich fortsetzt (vgl. S. 28). Auch über die Natur der sekundären Sinneszellen der Wirbeltiere gehen die Meinungen auseinander. Die meisten Forscher halten sie nicht für Neuronen, da sie keine Fortsätze bilden, sondern für Epithelzellen, die durch Steigerung der Sensibilität für die Reizaufnahme besonders eingerichtet sind und eventuell in die Tiefe wandern können. Sie übertragen den Reiz dann auf die Telodendrien eines Neurons (c^1). Diese Auffassung erscheint auch mir die einfachste und natürlichste. KOLMER hält sie für fortsatzlose Neuronen, weil ein feines Gitterwerk (**3** A—C) in ihnen vorkommen kann, welches kontinuierlich in die umgebenden Dendriten übergeht und an ähnliche Bildungen echter Ganglienzellen (**1, 106, 107**) erinnert. Dieser Ansicht würde ich mich nur anschließen können, wenn während der Ontogenie ein Neurit nachgewiesen würde, denn zum

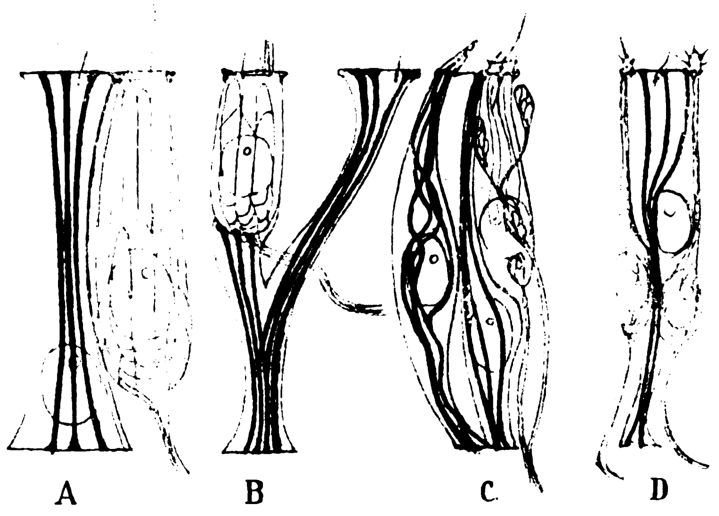


Fig. 3. Sinneszellen von Säugern mit zartem Neurofibrillengitter und Stützzellen mit übertrieben dick gezeichneten Stützfibrillen (Tonofibrillen) nach KOLMER, schematisch. A Macula acustica, B DEITERSsche Zelle des CORTIschen Organs und Haarzelle, C Geschmacksknospe, D Riechepithel.

Begriff des Neurons gehört ein Neurit. Für sie lassen sich die vorstehend erwähnten Sinneszellen von *Lumbricus* ins Feld führen. Bezüglich des Unterschiedes zwischen primären und sekundären Sinneszellen vergleiche der Leser auch das bei den Riechkegeln der Insekten Gesagte. Noch weniger wahrscheinlich erscheint mir die Ansicht von BOTEZAT, welcher in den sekundären Sinneszellen Drüsenzellen sieht, welche nach mechanischer oder chemischer Reizung ein Sekret produzieren und dadurch den Reiz auf die umspinnenden Dendriten übertragen. Er spricht daher von „Sinnesdrüsenzellen". Es ist nicht wahrscheinlich, daß solche Sekrete so rasch erzeugt und wieder abgebaut werden können, wie die Perzeption verläuft; auch ist es nicht bekannt, daß die Sekrete epithelialer Drüsenzellen an der Basis der Zelle austreten, wo die meisten Dendriten sich befinden. Ob die Stäbchen- und Zapfenzellen der Retina als primäre oder als sekundäre Sinneszellen angesehen werden, hängt davon ab, ob man das verdünnte

basale Ende (**628**, **687**) als einen Neuriten oder als einen Teil des eigentlichen Zellkörpers deutet. Mir erscheint die erstere Auffassung als die natürlichere, denn wozu sollte die Sehzelle so dünn auslaufen und bei den Zapfen verästelt enden, wenn nicht ein Neurit vorläge.

4. Reizaufnahme durch zentrale Ganglienzellen mit dem Charakter einer Sinneszelle. Gewisse Sinnesorgane, namentlich Ocellen und Statocysten, können bei Turbellarien, Polychäten, Rädertieren, Entomostraken u. a. im Gehirn liegen, so daß ihre Sinneszellen gleichzeitig zentrale Ganglienzellen sind. Ebenso sind die Augen und das Infundibularorgan des *Amphioxus* (I, **481**, **482**) Teile des Rückenmarks bzw. des Gehirns. Der Saccus vasculosus der Fische am Boden des Zwischenhirns (I, **538**) gehört ebenfalls hierher. Alle diese Organe sind gut abgegrenzt gegen die benachbarten Zentralgebiete, und ihre Neuronen haben den Charakter echter Sinneszellen mit Stäbchen u. dgl. Man wird daher annehmen dürfen, daß diese in die Tiefe verlagerten Sinnesorgane ihre eigenen Zentren haben, in denen der aufgenommene Reiz zu den Erfolgsorganen umgeschaltet wird. Es erscheint mir freilich fraglich, ob dies auch für den *Amphioxus* gilt, da möglicherweise die Neuriten der Sehzellen direkt zu den Muskeln ziehen ohne Zwischenschaltung eines Zentrums. Dann läge hier der exzeptionelle Fall vor, daß der Neurit einer Sinneszelle direkt zum Erfolgsorgan verläuft (I, **482**). Diese vierte Möglichkeit der Reizaufnahme leitet über zu einer anderen, über deren Verbreitung und Vorkommen bis jetzt wenig bekannt ist, nämlich zu der

5. Reizaufnahme ohne Sinnesorgane durch zentrale Ganglienzellen oder durch die Nervenstämme. Diese Zellen sind nicht nach Art eines Sinnesorgans abgegrenzt und haben nicht den Charakter von Sinneszellen. Sie unterscheiden sich morphologisch nicht von echten zentralen Ganglienzellen, wohl aber physiologisch, indem Reizstoffe des Blutes oder der Lymphe direkt auf sie einwirken, wodurch dann Bewegungen oder Empfindungen ausgelöst werden. Das bestbekannte Beispiel bietet der Atemmechanismus der Säuger, der darauf beruht, daß die Ganglienzellen des am Boden der Rautengrube befindlichen Atemzentrums in jeder Atempause durch Stauung der CO_2 des Blutes, genauer gesagt durch die Säurewirkung der H-Ionen der überschüssigen Kohlensäure „automatisch" gereizt werden, und dadurch das Einatmen veranlassen. Die Ursache der Stauung ist freilich noch unklar. Es ist sehr gut möglich, daß solche zentrale Reizaufnahmen weit verbreitet sind, namentlich auch im Sympathicus, und die Körperstimmungen (Lust, Unlust, Müdigkeit, Hunger, Durst u. dgl.) bedingen, da für diese inneren Gefühle keine besonderen Sinnesorgane bekannt sind. Aber es wäre unrichtig, dieses Atemzentrum als ein Sinnesorgan zu bezeichnen, denn es orientiert nicht, und man könnte dann mit demselben Rechte den Darm oder die Niere oder die Lunge so nennen, weil sie die mit ihrer Tätigkeit verbundenen Reize wahrnehmen. Im Experiment und unter pathologischen Verhältnissen kann auch ein Nervenstamm Reize aufnehmen, weiterleiten und so eine Empfindung bewirken. Wird ein motorischer Nerv durchschnitten und an der Schnittstelle gereizt, so zuckt der Muskel zusammen. Direkte Reizung der Chorda tympani ruft beim Menschen eine Geschmacksempfindung, eine solche des Trigeminus und des Facialis eine Schmerzempfindung hervor. Dagegen wird bestritten, daß eine Reizung des Opticus eine Lichtempfindung erzeugt.



Es steht fest, daß viele Lebenserscheinungen außerhalb der Sphäre der Sinnesorgane und des Nervensystems stehen. Die Wachstumsprozesse spielen sich ab, ohne daß den betreffenden Organen nervöse Erregungen von den Sinnesorganen zugeführt werden. Die bei ihnen verbrauchte Energie wird geliefert von den vorher aufgespeicherten Nährstoffen. Druck und Zug üben einen „*formativen Reiz*" auf die wachsende Knochenspongiosa aus, deren Hauptbalken sich in der Richtung der mechanischen Beanspruchung anordnen. Die Muskeln werden durch Gebrauch dicker und leistungsfähiger (*funktionelle Reize*). Die Hormone der endokrinen Drüsen (vgl. I, S. 89) beeinflussen das Wachstum vieler Organe, und die Nerven übertragen nicht nur Erregungen, sondern üben auch einen „*trophischen Reiz*" aus, d. h. sie sind für die Erhaltung auch der ruhenden Organe bei den höheren Tieren nötig, denn wenn Hautteile, Knochen, Muskeln u. a. von ihren Nerven abgetrennt werden, so degenerieren sie. In allen diesen Fällen sind keine Sinnesorgane zur Reizaufnahme vorhanden, wobei wir unter Reiz alle Veränderungen innerhalb oder außerhalb eines Organismus verstehen, welche dessen Lebensvorgänge nachweisbar beeinflussen, indem sie auf die lebenden und daher „reizbaren" (vgl. I, S. 37) Teile einwirken. JENSEN hat darauf hingewiesen, daß die angenommenen automatischen Reize der Atem-, Herz- und Flimmerbewegung, die formativen, funktionellen und trophischen Reize sich von den eigentlichen Reizen so erheblich unterscheiden, daß sie von ihnen begrifflich abgetrennt werden müssen. Sie stellen Dauerzustände dar, während die eigentlichen Reizwirkungen (Muskelkontraktion, Sekretion einer Drüse, Erzeugung einer Empfindung in einer Ganglienzelle) auf vorübergehender Erregung beruhen, die eine Funktion auslöst und dann bald wieder in den Ruhezustand übergeht. Ohne auf die schwierige Frage näher einzugehen, ob die Dauerreize und die vorübergehenden sich scharf trennen lassen, sei hier nur erwähnt, daß bloß die letzteren abhängig sind von Sinnesorganen, welche die reizende Energie aufnehmen. Dieser wichtige Unterschied spricht ebenfalls für den großen Gegensatz der beiden Reizwirkungen.

II. Unter den **Hilfszellen** der Sinnesorgane spielen die **Stützzellen** eine besonders wichtige Rolle, indem sie zwischen die Sinneszellen sich einschieben (**2**, **3**, **160**, **275**), oder sie von außen umhüllen (**21**, **22**, *hz*), oder auch an der Basis stützen (**3** B). Wie die letztere Abbildung erkennen läßt, sind sie häufig von derben Stützfäden (*Tonofibrillen*) durchzogen, welche ihnen Festigkeit verleihen. Andere Hilfszellen sind je nach den Sinnesorganen so verschieden, daß wir in dieser Einleitung nicht auf sie hinweisen; es gehören hierhin Pigmentzellen in den Augen, bindegewebige, knorplige oder knöcherne Hüllen zum Schutz, Blutgefäße zur Ernährung u. a.

III. Einrichtungen zur Reizverstärkung (*Stimulatoren*) sind weit verbreitet. Da das meist dicke Chitin taktische Reize nicht leicht durchläßt, so stehen die Tastsinneszellen der Arthropoden in Verbindung mit dünnwandigen Haaren oder mit dickeren Borsten (**23**–**25**), welche leicht gestoßen, gebogen oder gezerrt werden können. Die statischen Organe besitzen fast immer bewegliche Hartgebilde, welche bei Aenderungen der Körperstellung der Schwerkraft folgen und die Sinneszellen reizen (**109**). In den Augen mancher Tintenfische und Wirbeltiere kommt ein roter Farbstoff (Sehpurpur) als „Sensibilisator" vor. In den meisten Sehorganen finden sich Linsen, um die Licht-

strahlen zu konzentrieren. In analoger Weise sammeln die Ohrmuscheln der Säuger die Schallwellen. Sämtliche Akkommodationseinrichtungen der Augen gehören hierher, da sie das Bild genau auf die lichtempfindlichste Stelle der Retina werfen. In vielen Tastapparaten der Säuger (**40, 47**) werden die Sinneszellen von einer Hauptnervenfaser umsponnen und außerdem peripher noch von einer Nebenfaser; die letztere strahlt nach außen aus und sammelt daher vermutlich periphere Erregungen zur Reizverstärkung.

IV. Einrichtungen zur Weiterleitung der Reize. Da die Sinneszellen sehr empfindlich sind, so ziehen sie sich häufig in Höhlen zurück, so daß sie den direkten Einwirkungen der Außenwelt entzogen sind und die Reize durch Uebertragung ihnen zugeführt werden müssen. So sind die Seitenkanäle in der Haut der Fische (**69**) mit Schleim gefüllt, der die Wasserbewegungen zu den Sinnesknospen weiterleitet. Im Gehörorgan der Säuger (**158**) finden wir ein kompliziertes System von Uebertragungen (Trommelfell, Gehörknöchelchen, Perilymphe, Membrana basilaris u. a.), durch welche die Schallwellen auf die tief im Schädel eingebetteten Hörzellen des CORTIschen Organs einwirken.

V. Einrichtungen zur Verstärkung der zentralen Erregungen. Da die Sinnesempfindung in den zentralen Ganglienzellen entsteht, müssen diese möglichst intensiv und in möglichst großer Zahl gereizt werden. Meistens vermehrt die Natur im Laufe der Phylogenie die Zahl der Sinneszellen und der zugehörigen Ganglienzellen. Der Leser vergleiche die Figuren **393, 394, 396, 537, 540.** In den Augen der Arthropoden finden wir zu demselben Zwecke die Rhabdome in weiter Verbreitung, d. h. mehrere Sehstäbchen verschmelzen, so daß derselbe Lichtstrahl gleichzeitig die zugehörigen Sehzellen erregt (**502, 503**). Dasselbe Prinzip kehrt in den Augen der Salpen und in den Tastpapillen der Ascariden wieder (**13**). In den verschiedensten Sinnesorganen begegnen wir dem Prinzip übergeordneter Ganglien (**534**) oder Schichten von Ganglienzellen (**464, 687**): die Neuriten einer Anzahl von Sinneszellen vereinigen sich mit den Dendriten eines Neurons erster Ordnung, und mehrere von diesen vereinigen sich wieder mit einem Neuron zweiter Ordnung, so daß zu diesem die Erregungen zahlreicher Sinneszellen gelangen. Ein sehr einfacher Fall dieser Art liegt vor, wenn eine Tastscheibe zwischen 2 Tastzellen liegt (**41**).

VI. Zu den **Nebenapparaten** rechnen wir nur solche Hilfseinrichtungen, welche außerhalb des eigentlichen Sinnesorgans liegen. Sie dienen zum Schutz (Augenlider, äußerer Gehörgang) oder zur Reinigung (Augendrüsen) oder zur Bewegung (Fühlermuskeln, Augenmuskeln) oder nützen sonst irgendwie.

Bezüglich der **phyletischen Entstehung der Sinnesorgane** stehen sich zwei Auffassungen gegenüber. Die eine Theorie leitet die Sinnesorgane von den Protozoen ab und geht davon aus, daß diese Tiere plurimodal sind, d. h. verschiedene Empfindungen besitzen und daher auf verschiedene Reize verschieden reagieren. Bei gewissen spezialisierten Formen kennen wir ja auch bestimmte Organellen für verschiedene Reize (Augenfleck bei *Euglena*, Tastborsten bei Infusorien etc.). Die weitere Folgerung ist, daß auch die Sinneszellen der Metazoen ursprünglich plurisensibel waren und erst allmählich sich auf eine Empfindung ganz oder fast ganz beschränkten und die übrigen Empfindungen einbüßten. Die Sinnesorgane waren danach zuerst „Wechselsinnesorgane" (NAGEL), welche verschiedene Reize, etwa



Druck, Licht, chemische Reize und Temperatur, als etwas Verschiedenes empfanden und verschieden beantworten konnten. Indem dann das Sinnesorgan infolge seiner Lage am Tierkörper oder der Lebensweise ganz überwiegend von einer Reizart getroffen wurde, reagierte es schließlich nur noch auf diesen „adäquaten“ Reiz, und so war aus einem Wechselsinnesorgan ein unimodales spezifisches Organ geworden. Ich habe oben schon hervorgehoben, daß sich diese Theorie zurzeit nicht streng beweisen oder widerlegen läßt, da sich über die Empfindungen niederer Tiere nichts Sicheres sagen läßt und da die histologische Analyse derselben vielfach noch nicht so weit vorgeschritten ist, um für jede Reizqualität eine bestimmte Sinneszelle aufzeigen zu können, wodurch jene Auffassung widerlegt wäre. Gegen sie sprechen verschiedene früher erwähnte Tatsachen, und besonders die, daß alle menschlichen Sinneszellen unimodal sind, d. h. auf die verschiedensten Reize nur eine Art der Empfindung auslösen. Die zweite Theorie über die Entstehung der Sinnesorgane geht nicht von den besonderen Verhältnissen der Protozoen, sondern von der Erfahrung aus, daß alles Protoplasma sensibel ist. Sehr starke Reize, gleichgültig welcher Art sie sind, werden immer mit intensiven Abwehr- oder Fluchtbewegungen beantwortet, müssen also als schmerzhaft oder unangenehm empfunden worden sein. Man kann davon ausgehen, daß die Metazoen bei ihrem ersten Auftreten noch keine spezifischen Sinneszellen hatten, sondern, etwa wie noch jetzt ein Schwamm, in allen Hautzellen gleich empfindlich waren. Sie waren alle Träger eines dumpfen Allgemeingefühls. Zuerst traten wohl in dem Ectoderm überall zerstreut Tastzellen auf, und zwar besonders an den exponierten Körperstellen. Ein Teil derselben wanderte in die Tiefe und wurde zu Ganglienzellen, wie wir dies I, S. 376 geschildert haben. Nachdem so ein zunächst diffuses Nervensystem sich gebildet hatte, das die verschiedenen Organe in Beziehung zueinander setzte, entstanden Sinnesorgane, d. h. Komplexe von Sinneszellen, die an einen bestimmten Reiz angepaßt waren und die allmählich immer vielzelliger wurden. Bei vielen Hydropolypen und Actinien findet man noch keine vielzelligen Sinnesorgane, sondern nur zerstreute Sinneszellen; die niedrigsten Ocellen bestehen aus einer Seh- und einer Pigmentzelle (**393**, **475**). Ich kann mir schwer vorstellen, daß die vielzelligen Sinnesorgane ursprünglich Wechselsinnesorgane waren, denn das setzt eine größere Komplikation voraus als eine Anpassung an eine Reizart. Viel näher liegt die Vorstellung, daß sie auftraten infolge einer bestimmten intensiven Reizung. Der spezifische Reiz schuf sich das adäquate Sinnesorgan, und die verschiedenen Sinnesorgane entstanden durch die Verschiedenartigkeit der Reize. So verstehen wir auch, daß die Sinnesorgane meist dort am Körper auftreten, wo sie den zugehörigen Reizen am stärksten ausgesetzt sind: Augen am Kopfe oder bei Muscheln am Mantelrande oder bei Röhrenwürmern (**406**) an den weit nach außen vorgestreckten Kiemen usf. Indem die Sinneszellen sich immer mehr an bestimmte Reize anpaßten, veränderten sich auch ihre zentralen Ganglienzellen. Diese Auffassung, daß das primitive allgemein empfindliche Ectoderm im Laufe der Phylogenie die verschiedensten Apparate aus sich hervorgehen ließ, ist schon deswegen vorzuziehen, weil man die ganze Mannigfaltigkeit der bei höheren Tieren vorhandenen Sinnesempfindungen bzw. Organe gar nicht in die niederen Metazoen zurückverlegen kann. Man kommt nicht um die Auffassung herum, daß neue

Reize ganz neue Organe und Empfindungen erzeugen können, wie z. B. das Hörvermögen erst bei Landtieren aufgetreten ist, und statische Organe sich erst ausbilden bei freischwimmender oder terricoler Lebensweise, also wenn der Körper allseitig vom Medium umgeben wird und eine Raumorientierung durch eine Unterlage fortfällt. Weiter wollen wir auf diese schwierigen Probleme erst am Schlusse dieses Buches eingehen, nachdem wir die Fülle der morphologischen und physiologischen Tatsachen kennen gelernt haben.

II. Kapitel.

Tast- und andere Hautsinnesorgane.

Hierher rechnen wir alle solche Sinnesorgane, welche durch die mechanische Berührung fester, flüssiger oder gasförmiger Körper gereizt werden. Je nach der Art der Berührung (leichter oder schwerer Druck, Reibung, Stoß, Erschütterung u. dgl.) können feste Körper sehr verschiedene Empfindungen hervorrufen. Flüssige Körper, z. B. fließendes Wasser, können durch solche Sinnesorgane auf ihre Richtung und Geschwindigkeit geprüft werden, und dasselbe gilt vom Wind oder von dem Druck, welchen die Luft auf einen Flügel beim Fliegen ausübt. Indem die Teilchen der Luft und des Wassers sich verschieben, können in diesen Medien durch die Tastorgane auch Objekte wahrgenommen werden, welche sich in einiger Entfernung vom Tiere befinden. Ein solcher fernwirkender Tastsinn ist z. B. sehr ausgeprägt bei den Fledermäusen, welche, wie SPALLANZANI zeigte, mit geblendeten Augen zwischen vielen ausgespannten Fäden umherfliegen können, ohne sie zu berühren, weil die Tastkörperchen der Flughäute den Luftdruck wahrnehmen. Da es sich bei den Tastorganen häufig um einfach gebaute Einrichtungen handelt, so ist ihre Funktion nicht immer mit Sicherheit festzustellen, und manche der im folgenden beschriebenen Apparate werden daher auch wohl anders gedeutet, z. B. als Organe der Schmerz-, Temperatur-, Geruchs- oder Geschmacksempfindung. Neben freien Nervenendigungen, welche in allen Klassen vorkommen, treffen wir primäre Sinneszellen bei den wirbellosen Tieren, primäre (*Amphioxus?*) und sekundäre bei den Wirbeltieren an. Die Ausbildung im einzelnen hängt von der Dicke der Haut und davon ab, ob sie überall weich ist oder nach außen von einer Chitinlage bzw. von einem Stratum corneum bedeckt ist.

A. Wirbellose.

a) **Weichhäutige Evertebraten.** Die Sinneszellen liegen einzeln (**4**) oder in Gruppen als sog. Sinnesknospen (**5**, **6**) zwischen den Epidermiszellen. Die ersteren (**4**) rücken dabei häufig mehr oder weniger weit unter die Epidermis, zwischen deren Zellen sie fadenförmig auslaufen. Sie können dann auch als bipolare Ganglienzellen angesehen werden, zumal sie oft zu ganglIösen Gruppen (**19**, **24**) zusammentreten. Außerdem kann sich zwischen den Zellen der Oberhaut ein reich verästeltes Netzwerk frei auslaufender Nervenfibrillen



ausbreiten (7), welche meist durch viele kleine Knoten ausgezeichnet sind. Die Sinneszellen tragen sehr oft ein frei hervorragendes Stäbchen oder laufen in anderen Fällen in lange Tasthaare aus (8). Derartige Tastzellen sind in der Regel sehr schmal und schwellen da, wo der Kern liegt, spindelförmig an. Vereinigen sich mehrere zu einer Sinnesknospe, so pflegen die Kerne in verschiedener Höhe zu liegen, und die ganze Gruppe wird umgeben von gewöhnlichen Epithelzellen, welche dann als Stützzellen bezeichnet werden. Solche Knospen sind bei Evertebraten weit verbreitet: unter den Echinodermen kommen sie z. B. vor bei den Synapten auf der Innenseite der Fühler und bei

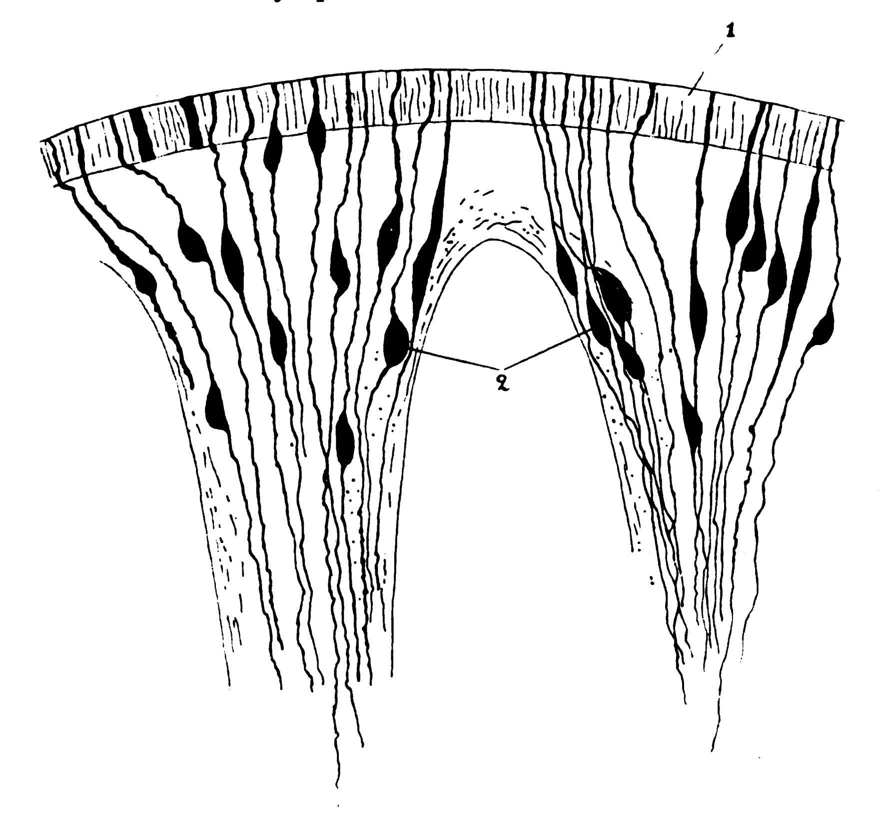


Fig. 4. Epidermis (*1*) am Vorderende des kleinen Fühlers von *Arion ater* (Nacktschnecke) mit Sinneszellen (*2*) nach Retzius.

dem Schlangenstern *Ophiotrix fragilis* auf den Füßchen in reihenartiger Anordnung, wobei jede Knospe nur aus Sinneszellen mit je einer Tastborste besteht. Aeußerst zahlreich sind sie in der Haut der Oligochäten (5), wo sie in jedem Segment, mit Ausnahme des Kopflappens (Prostomium), sich auf einem vorderen, einem mittleren und einem hinteren Gürtel ziemlich symmetrisch verteilen. Sie springen etwas über das Niveau vor, haben eine verdünnte Cuticula und zwischen den mit einem Stiftchen endenden Sinneszellen liegen breitere Stützzellen (in **5** nicht gezeichnet). Jene 3 Gürtel entsprechen den 3 Ringnerven jedes Segments. Hesse fand bei *Allobophora chlorotica* im vorderen

Gürtel 110 Knospen, im mittleren 241, im hinteren 48. Dies gilt für die vordere Körperhälfte, während sie in der hinteren an Zahl abnehmen; aber immer enthält der mittlere Gürtel die meisten. Am Clitellum fehlen sie. Im mittleren Gürtel zerfallen die Knospen in größere von etwa 15 μ Breite und in kleinere von 8 μ. Die beiden anderen Gürtel führen nur die letzteren. Am Kopflappen kommen die Knospen in noch viel größerer Zahl (*Lumbricus herculeus* ca. 1800), aber ohne bestimmte Anordnung vor. Da die Regenwürmer mit ihrer Haut nicht nur Tastreize, sondern auch Unterschiede in der Temperatur, Feuchtigkeit und im Salzgehalt des Bodens wahrnehmen, so hat man sie als „Wechselsinnesorgane" (s. S. 18) angesprochen, was zwar nicht wahrscheinlich ist, aber zurzeit nicht widerlegt werden kann, da alle Knospen nur in der Größe differieren, aber keine feineren Unterschiede

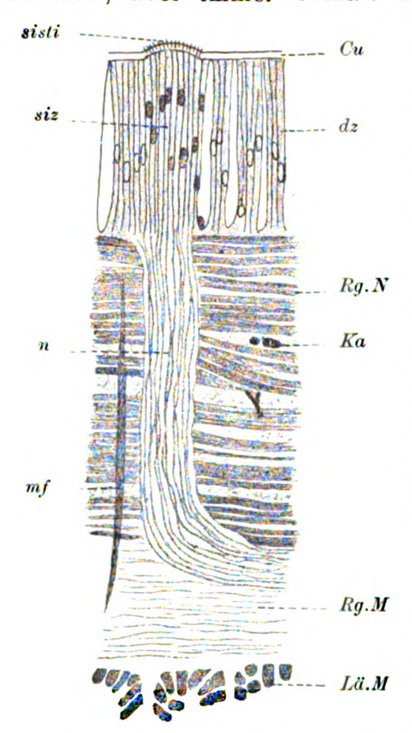


Fig. 5. Sinnesknospe in der Epidermis von *Lumbricus* nach HESSE. *siz* Sinneszelle, *sisti* Sinnesstifte, *dz* Deckzellen, *nf* Nervenfaser, *Rg.N* Ringnerv, *Rg.M* Ringmuskeln, *Lä.M* Längsmuskeln, *mf* Muskelfasern, *Ka* Kapillare, *Cu* Cuticula.

erkennen lassen. Werden marine Anneliden (*Arenicola, Nereis*) mit Lösungen von Zucker, Saccharin oder Chinin betupft, so ist das Vorder-

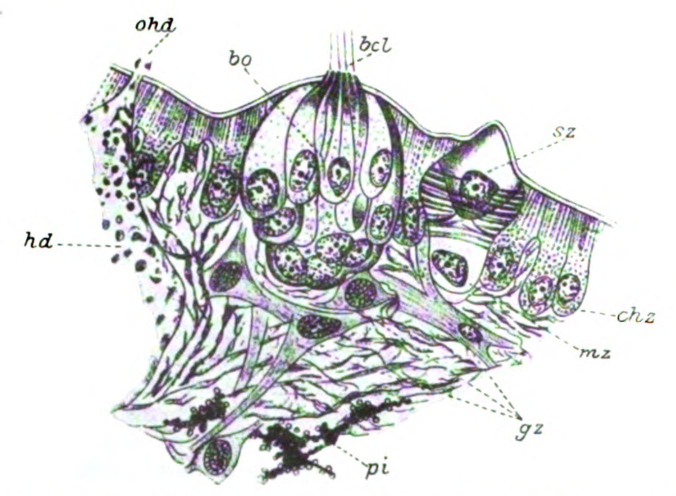


Fig. 6. Haut eines Rüsselegels (*Glossosiphonia sexoculata*) nach BAYER, etwas verändert. *hd* Hautdrüse, *ohd* deren Oeffnung, *bo* Sinnesknospe, *bcl* deren Sinnesborsten, *sz* Sinneszelle, *mz* Muskelzelle, *chz* Epidermis, *pi* Pigment, *gz* Bindegewebe.

ende empfindlicher als das Hinterende, und dieses empfindlicher als der Rumpf. Tiere mit einer Bauchmarklücke reagieren wie zwei getrennte Hälften. An der Basis geht jede Sinneszelle in eine Nervenfaser oder auch unter T-förmiger Gabelung in zwei über und ist, wenn ein Stäbchen fehlt, nur hieran als sensibles Element zu erkennen.

Derartige Sinneszellen finden sich besonders an solchen Körperstellen, welche nach außen vorspringen (Tentakeln) oder Berührungsreizen besonders ausgesetzt sind; so bei den Hydroidpolypen und

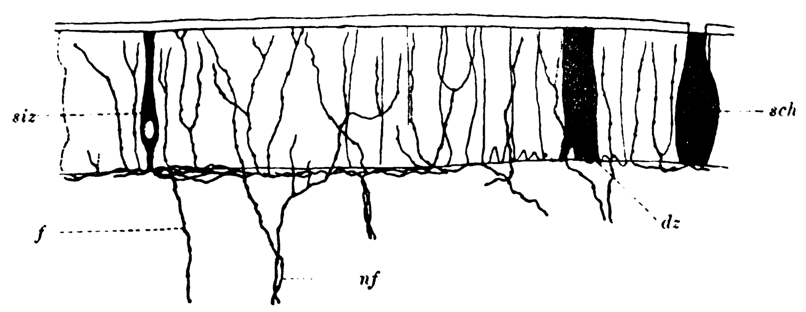


Fig. 7. Epidermis von *Lumbricus*, mit Silber imprägniert, nach RETZIUS. Sie enthält primäre Sinneszellen (*siz*) und freie Nervenendigungen der Nervenfasern (*nf*), *f* Faser der Sinneszelle, *dz* Deckzelle, *sch* Schleimzelle.

Actinien in der Umgebung des Mundes und an den Fühlern, bei den Hydromedusen am Rande der Glocke, wo sie über dem äußeren oberen Nervenring (I, **334**, *äuß. Nr.*) eine erhabene Leiste bilden können, oder auf den Tentakeln und an deren Basis, wo sie sich z. B. bei *Rhopalonema* jederseits zu einem kammförmigen Gebilde mit langen steifen Haaren erheben; bei Scyphomedusen ist das äußere Epithel der Randkörper durchsetzt von schmalen Sinneszellen, die wie die Stützzellen ein langes Haar tragen. *Pelagia* hat an der Subumbrella Sinneszellen, welche gleichzeitig kurze steife Borsten und ein langes Flagellum tragen. Die Nesselzellen der Cölenteren halte ich nicht für umgewandelte Sinneszellen, obwohl die Cnidocils an Tasthaare erinnern (I, **136**, *Cn*), denn sie leiten die Reize nicht weiter, da sie sich nicht in einen Neuriten fortsetzen.

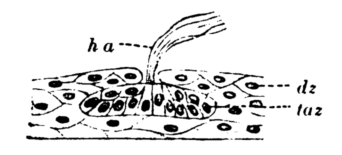


Fig. 8. Tastorgan von *Sagitta* nach O. HERTWIG. *dz* Deckzellen, *ha* Haare der Tastzellen (*taz*).

Die genaue Funktion solcher Sinnesorgane ist häufig unbekannt. Es seien hier die bei den im Meere lebenden Capitelliden (Ringelwürmer) in segmentaler Anordnung vorkommenden „Seitenorgane“ erwähnt, von denen vermutet wird, daß sie wie die Seitenorgane der Fische zur Wahrnehmung der Wasserströmung dienen. Sie sitzen am Thorax seitlich (**9** A, *S*) und in Gruben, am Abdomen weiter dorsal und frei (**9** B, *S.A*). Jedes Organ trägt zahlreiche lange, sehr steife Haare (**9** C), und jedes Haarfeld kann durch einen Muskel eingestülpt werden. Bei Rüsselegeln (**6** E) finden wir in der Haut massenweise Sinnesknospen (*bo*) und kegelförmig vorspringende einzelne Sinneszellen (*sx*). Die letzteren sind von sehr verschiedener Gestalt, da sie merkwürdigerweise je von einer ringförmigen Muskelzelle umschlossen

werden, deren Kontraktion sie nach außen vordrückt. Wir kommen bei den chemischen Sinnesorganen auf sie zurück.

Bei den **Mollusken** sind Sinneszellen in der Haut weit verbreitet und besonders dicht gehäuft an den Fühlern, um den Mund herum und am Fußrande. Zuweilen sind sie auch dicht zusammengedrängt zu einem besonderen Sinnesorgan, so z. B. in dem gefiederten Organ, welches in einer vorstülpbaren Grube auf dem Fühler von *Tethys* liegt, oder in dem am Kopf der cephalaspideen Opisthobranchier gelegenen

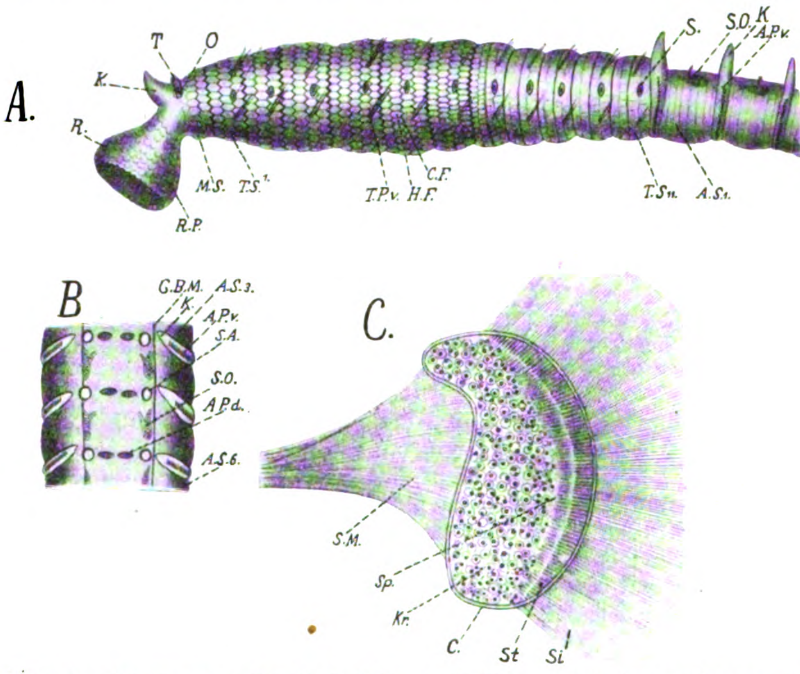


Fig. 9. Seitenorgane der Capitelliden nach Eisig. **A** Seitenansicht von *Notomastus lineatus*, **B** Rückansicht des 3.—6. Abdominalsegments, **C** Abdominales Seitenorgan, *A.P.d.*, *A.P.v* dorsales, ventrales Abdominalparapodium. *A.S* Abdominalsegment, *C* Cuticula, *C.F* Cuticularfurchen, *H.F.* Hautfurchen, *K* Kieme, *K.L* Kopflappen, *Kr* Körner, *O* Augen, *M.S* Mundsegment, *R* Rüssel, *Rp* Rüsselpapillen, *S* thoracales Seitenorgan, *S.A* abdominales Seitenorgan, *Si* Sinneshaare, *S.M* Retraktor des Seitenorgans, *S.O* Segmentalorgan, *Sp* Spindeln, *St* Stäbchen, *T* Tentakel, *T.S* Thoracalsegment.

Hancockschen Organ. Es sind sehr dünne Zellen, deren kernhaltiger angeschwollener Teil subepithelial liegt (4), und die entweder mit einem Pinsel steifer Härchen (Flemmingsche Pinselzellen) frei auslaufen oder unter der Cuticula mit einer Verbreiterung oder an der Innenkante derselben mit einem Bläschen endigen. Eine besondere Schilderung verdienen die merkwürdigen **Aestheten der Chitonen**, welche in ungeheurer Zahl in den Schalen sitzen und eine gewisse Aehnlichkeit mit den Sinneskuppeln der Insekten haben. Es sind sicherlich Sinnesorgane, obwohl über ihre Funktionen nichts bekannt ist, und sich nur vermuten läßt, daß sie die Schale für den Druck des Wassers oder der in ihm befindlichen Körper (Sandkörner, Organismen), die Makrästheten vielleicht auch für Licht empfindlich machen. Wenn Arey und Crozier durch den Druck einer Nadel auf die Aestheten keine Reaktion erzielten, so beweist dies nicht eine Unempfindlichkeit für Wasserdruck.

Sie zerfallen in größere Makrästheten und kleinere Mikrästheten (**10**), welche mit einer über das Niveau des Periostracums etwas vorspringenden Chitinkappe abschließen. Bei den ersteren finden sich große bauchige Drüsenzellen, welche die Kappe abscheiden, und fadenförmige Sinneszellen, welche sich nach hinten in einen Zellstrang verlängern. Mehrere derselben bilden einen Faserstrang, welcher die Schale durchsetzt und in einen Nerven übergeht. Je eine solche Sinneszelle endet auch an der Kappe des Mikrästheten. Die Innervierung erfolgt durch Dorsalnerven der lateralen Markstränge (I, **434**), ist aber in den Einzelheiten noch unklar. Nach einer Auffassung soll der Faserstrang als ein Nerv anzusehen sein. Da er aber aus aufeinanderfolgenden Zellen besteht und direkt zwischen den Zellen des Schalenepithels hervorwächst, so entsteht er wohl durch wiederholte

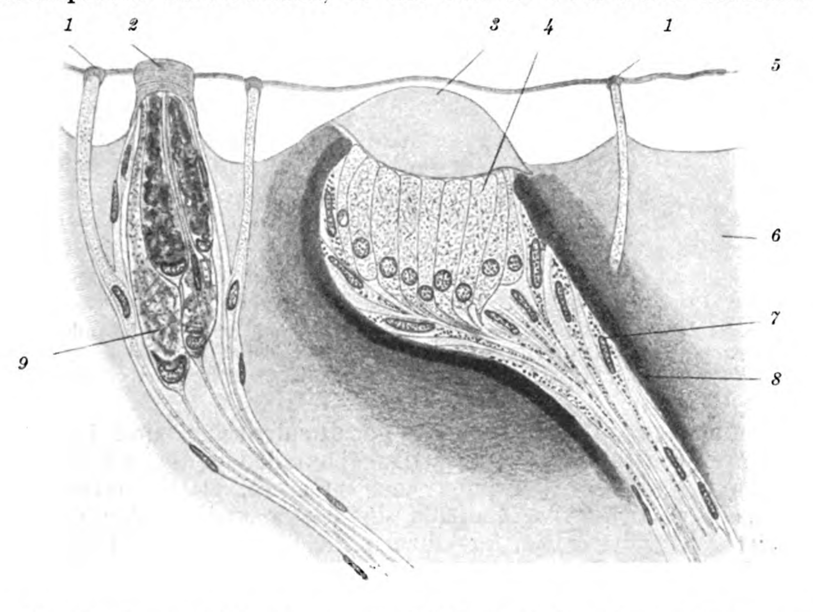


Fig. **10.** Auge und Aesthet aus der Schale der Chitonschnecke *Tonicia fastigiata* nach PLATE. *1* Chitinkappe eines Mikraestheten, *2* eines Makraestheten, *3* Linse, *4* Retina, *5* Periostracum, *6* Tegmentum, *7* Pigmentzelle, *8* Pigment, *9* Drüsenzelle.

Teilung eines Neurons; jeder Faserstrang wäre also ein Strang von Neuronen, und die unterste dieser Zellen setzt sich nach innen in eine Nervenfaser fort. Im Mantel mancher Chitonenarten finden sich viele Chitinborsten (I, **153** F), deren Basalzellen vermutlich sensibel sind. *Acanthochites spiculosus* besitzt Gruppen von Kalkstacheln auf dem Mantel; wird einer derselben berührt, so richten sich alle Stacheln einer Gruppe und häufig auch diejenigen der benachbarten auf.

b) Derbhäutige Evertebraten. Wenn die Evertebraten, abgesehen von den Arthropoden, mit einer derben Cuticula versehen sind, dringt die Sinneszelle mit ihrem distalen Ausläufer sehr häufig in diese ein und endet an der Oberfläche, wobei es nicht selten zu besonderen Bildungen kommt. So z. B. bei Polychäten zu knopfartigen, stäbchen- oder pinselförmigen Verdickungen. Bei Trematoden und Cestoden (**15**) finden sich zahlreiche sensible Zellen in der Tiefe der Haut und bilden mit ihrem

Ausläufer ein etwa 3 μ langes Bläschen in der Cuticula. Der Achsenfaden durchzieht dasselbe und endet mit einem Knopf oder einer nagelförmigen Endplatte. Zuweilen verlängert er sich noch etwas weiter nach außen. Eigentliche Sinneshaare aber fehlen den Wirbellosen, sobald eine derbe Cuticula vorhanden ist. Da bei den fertigen Trematoden und Cestoden eine Epidermis fehlt (vgl. I, S. 172) wird man jene Zellen als Ganglienzellen ansehen müssen, die an der Oberfläche frei enden.

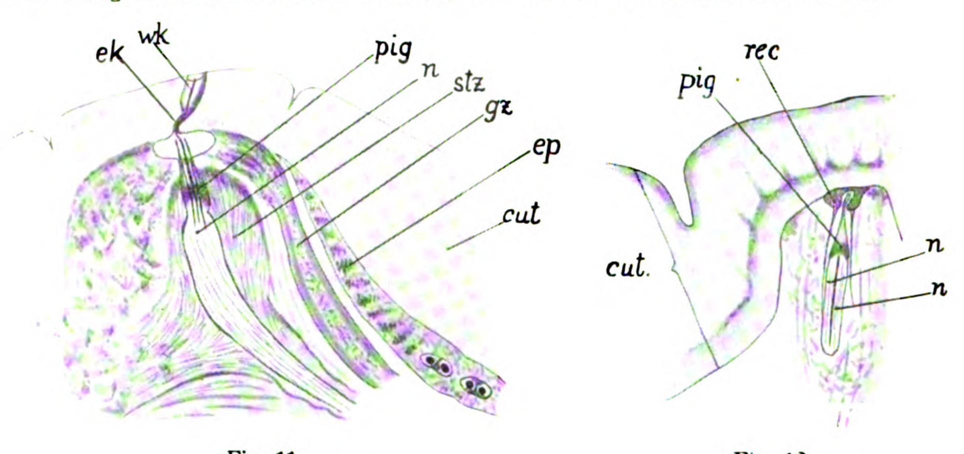


Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 11 laterales, Fig. 12 mediales Submedianorgan von einer Mundpapille von *Ascaris* nach GOLDSCHMIDT. *cut* Cuticula, *ek* enger Kanal, *ep* Epidermis, *gz* Geleitzelle, *n* Nervenfaser, *pig* Pigment, *rec* Receptaculum, *stz* Stützzelle, *wk* weiter Kanal.

Nematoden. Die Tastorgane der Rundwürmer sind infolge der sehr dicken Cuticula sehr eigenartig gebaut, indem die zu jedem Organ gehörige Nervenfaser (zuweilen auch mehrere, welche terminal verschmelzen) entweder die Cuticula durchsetzt und an der Oberfläche endet (**11**, **13**) oder unter derselben aufhört (**12**). Diese Endpartie ist als der reizempfindliche Apparat der freien Nervenendigung anzusehen. Wir schildern die Verhältnisse hier vom menschlichen Spulwurm (*Ascaris lumbricoides*), welcher an den Mundpapillen, am Hals und besonders zahlreich am hinteren Körperende Sinnesorgane besitzt, die wohl nur als Tastapparate gedeutet werden können. Auf den 3 Mundpapillen sitzen

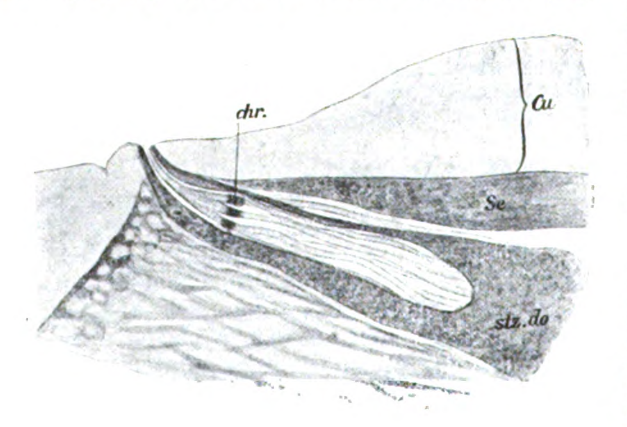


Fig. 13. Laterales Lippensinnesorgan von *Ascaris* im Querschnitt nach GOLDSCHMIDT. *chr* chromatische Kegel der Nervenfasern, *Cu* Cuticula, *Sc* Subcuticula, *stz.do* dorsale Stützzelle.

4 submediane Papillen (**14**, am Rande) mit je einem lateralen und einem medialen „Submedianorgan“. Dazu kommt auf jeder ventralen Mundpapille eine Erhebung mit einem dorsalen und einem ventralen „Lateralorgan“, also zusammen 12 Sinnesorgane. In diesen Mundpapillen findet sich nicht die gewöhnliche syncytiale Epidermis der Haut (I, S. 173), sondern ein Komplex von zusammen 19 auffallend großen Zellen, welche nach ihrer Gestalt und Beschaffenheit genannt werden, 6 „Kolbenzellen“, 9 „Arkadenzellen“ und 4 „Faserzellen“. Diese 19 Zellen verleihen vermutlich den Lippen die zum Einbohren nötige Festigkeit. Dazu kommen noch 22 langgestreckte Zellen, welche die Nervenfaser begleiten. Die „Stützzellen“ (**11** *stz*) unter ihnen umhüllen die Nervenfasern an ihrem peripheren Ende wie mit einer Scheide, während die „Geleitzellen“ (*gz*) frei neben ihnen herlaufen. Vom Nervenring (I, **391**, S. 404) gehen 6 Nervenbündel an jene 6 Gruppen von Sinnesorganen, welche auch Fasern an das Lippengewebe abgeben. Fig. **11** zeigt ein laterales Submedianorgan. Die Nervenfaser (*n*) schwillt unter der Cuticula linsenartig an und durchsetzt darauf erst in einem engen (*ek*), dann in einem weiten Kanal (*wk*) die Cuticula. Der Bau der medialen Submedianorgane ist aus **12** ersichtlich. Hier endet die

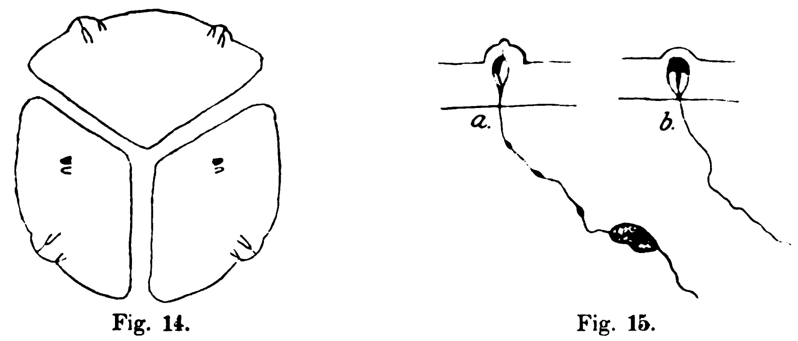


Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 14. Tastpapillen an der Mundöffnung von *Ascaris lumbricoides* nach GOLDSCHMIDT.

Fig. 15. Tastbläschen in der Cuticula einer Cercarie nach BETTENDORF.

Nervenfaser unter einer verdünnten Stelle der Cuticula in einem von einer Stützzelle gebildeten „Receptaculum“. Mir scheint, daß hier schon das Prinzip der Skolopalzellen der Insekten (s. Register) verwirklicht ist. Die Achsenfaser des Endschlauchs verdickt sich distal zu einem rezeptorischen Stiftkörper, der hier pigmentiert ist (*pig*), eine andere Zelle bildet um seine Spitze eine schützende Kappe (*rec*). Die Stützzellen entsprechen den Hüllzellen der Skolopophoren. Bei dem dorsalen Lateralorgan (**13**) verschmelzen die Enden von 12 Nervenfasern zu einer Spitze, welche in einer von der Stützzelle gebildeten Scheide die Cuticula durchsetzt. Man geht wohl nicht fehl, wenn man hierin ein Mittel zur Verstärkung der Reizwirkung wie bei den Rhabdomen sieht (vgl. S. 18). Die ventralen Lateralorgane und die Halspapillen besitzen nur eine Nervenfaser, welche, von der Stützzelle umhüllt, unter der Cuticula aufhört. Bei den Papillen am Hinterende des *Ascaris*-♂ verschmelzen 2 oder 3 Nervenfasern zu einer Spitze, welche an der Oberfläche der Cuticula endet. Sie werden scheidenartig von einer großen Stützzelle umhüllt.

Arthropoden. Da bei den Gliederfüßlern ein mechanischer Reiz, wenn er nicht sehr stark ist, das Chitin nicht durchdringt, so finden wir die äußere Körperdecke, wie auch die Antennen, Beine, Flügel, Mundwerkzeuge, Palpen und den Gaumen übersät mit sehr verschiedenartigen Tastapparaten, welche für die Reizaufnahme besonders eingerichtet sind und als deren ursprünglichste und häufigste Form die hohle Chitinborste gelten kann, welche in eine meist dünne Spitze ausläuft und häufig auf einem basalen Chitinring (**16**) oder in einer becherförmigen Vertiefung (**23** *h*, **25** *A*) gelenkig sitzt. Sie wird von einer oder von mehreren Zellen erfüllt, die teilweise oder alle Sinneszellen sind. Der chitinige Teil dient nur als Reizüberträger (Stimulator), indem er durch den Druck oder Stoß gebogen und gezerrt wird und dadurch die den Hohlraum erfüllende oder mit dem Chitin verwachsene Sinneszelle beeinflußt. Ueber den feineren Bau der Tastborste herrschen vier verschiedene Auffassungen. Nach der ersten ist die Zelle ein unipolares Neuron, dessen Neurit zu einem Nerven oder Ganglion zieht. Diese Sinnesnervenzelle liegt in der Regel subepithelial, dringt aber

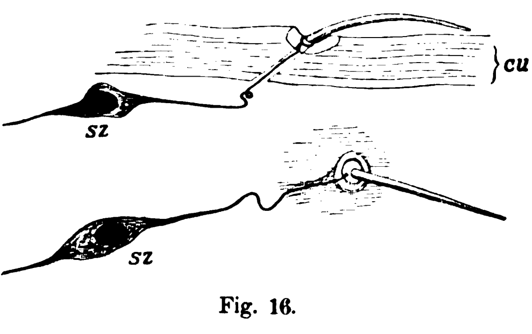


Fig. 16.



Fig. 17

Fig. 16. Tasthaare von der Antenne einer Libellenlarve nach Zawarzin. *cu* Cuticula, *sz* Sinneszelle.

Fig. 17. Thoraxbein der Wasserassel mit gefiederten Tastborsten. Die Neuronen erscheinen als schwarze Punkte. Nach vom Rath.

mit einem Fortsatz in die Basis oder bis in die Spitze der Borste hinein, um die Reize leicht wahrnehmen zu können. Sie ist eine primäre Sinneszelle, hat aber gleichzeitig die Borste ausgeschieden und ist daher auch eine „trichogene Zelle". Nach einer neueren Auffassung, welche ich für die richtige halte und welche jedenfalls für sehr viele Fälle zutrifft, wird die Borste von einer oder mehreren Trichogenzellen (**23**, **24** *tri*) gebildet, welche sie ursprünglich ganz erfüllen, aber später häufig distal degenerieren und dann nur bis zur Basis reichen; außerdem dringt in die Borste eine primäre Sinneszelle (*sz*) ein, welche am distalen Ende häufig besonders differenziert ist, indem sie mit einem Knöpfchen (**16**), einem Stäbchen (**24** bei *k*, **23** bei *z*) oder dgl. endet. Nach einer dritten Ansicht, welche nach dem gegenwärtigen Stand der Beobachtungen durchaus berechtigt ist, kommen diese beiden Fälle nebeneinander vor. Nach einer vierten (**1** *e*) soll die Trichogenzellen zugleich eine sekundäre Sinneszelle sein, welche den Reiz aufnimmt und auf ein subepitheliales Neuron (*e'*) überträgt, dessen unverzweigter Neurit

sich ihr dicht anlegt und dabei an der Haarbasis endet. Aus den Angaben von VIALLANES, DUBOSQ u. a. möchte FORTUYN schließen, daß bei den Arthropoden als den höchststehenden Wirbellosen sich Verhältnisse wie bei den Wirbeltieren, nämlich sekundäre Sinneszellen entwickelt haben. Ich stehe dieser Deutung sehr skeptisch gegenüber, denn eine unverzweigte Anlagerung ohne umspinnende Dendriten erscheint sehr ungeeignet zur Reizübertragung. Endet der unverzweigte Neurit hingegen am Chitin, so kann er durch dessen Biegung oder Dehnung leicht gereizt werden. Es bleibt unverständlich, warum neben den sicher weitverbreiteten primären Sinneszellen sich solche sekundäre entwickelt haben sollen. Flächenbilder genügen nicht zur Entscheidung der Frage, sondern nur Schnitte durch die Basis der Borsten.

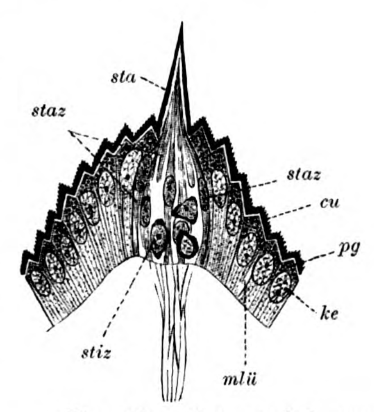


Fig. 18. Sinnesstachel von *Peripatus capensis* nach SCHNEIDER.

Zur Erläuterung des feineren Baues einer solchen Tastborste sei auf **23** verwiesen. Bei dem Tausendfuß *Lithobius forficatus* sitzen auf dem Fühler viele Tasthaare (*h*) und einzelne Zapfen (*z*). Beide bestehen nur aus der Grenzhaut (*gr*) des Chitins, sind also sehr dünnwandig, und werden von mehreren Haarzellen (*tri*) erzeugt. Die fertige Borste wird basal von einer zarten Kuppelmembran (*km*) abgeschlossen, welche der Terminalfortsatz der Sinneszelle durchbohrt. Diese Membran wird wohl erst von den Trichogenzellen abgeschieden, nachdem ihre distalen Portionen in der Borste degeneriert sind. Der Fortsatz kann durch die Biegungen der Borste, der er sich basal anschmiegt, gereizt werden. In den Zapfen treten mehrere Sinneszellen eine Strecke weit hinein und enden frei. Obwohl sie durch Uebergänge mit den Borsten verbunden sind, dienen sie vielleicht zum Riechen, wie die Riechkegel der Insekten. Eine solche Tastborste differenziert sich nach den verschiedensten Richtungen. Sie kann senkrecht oder

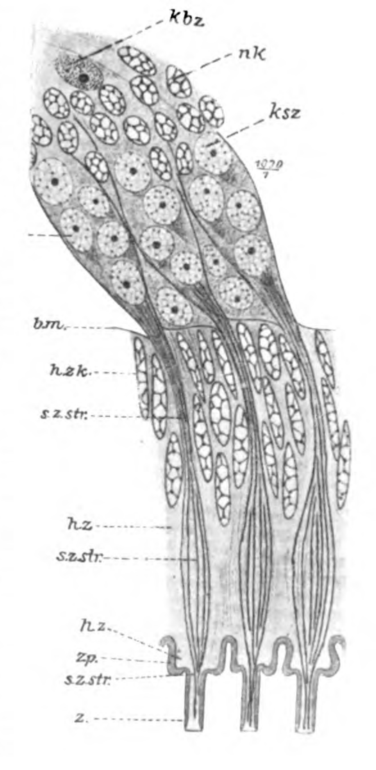


Fig. 19. Partie aus einem Längsschnitt durch 3 Zähne (*z*) des Skorpionkamms nach SCHRÖDER. *nk* Neurilemmkern, *kbz* Kern der Begleitzelle, *ksz* Kern der Sinneszellen, *bm* Basalmembran, *hz* Hypodermiszellen, *hzk* deren Kern, *szstr* Sinneszellenstrang, *zp* Zahnpapille.

im Winkel abstehen, eine glatte oder rauhe Oberfläche haben, in einer runden Vertiefung sitzen, so daß sie nach allen Seiten ausweichen kann, oder aus einem asymmetrischen Becher hervorragen, der nur eine bestimmte Exkursion gestattet; sie kann als dünnwandiges „Haar“

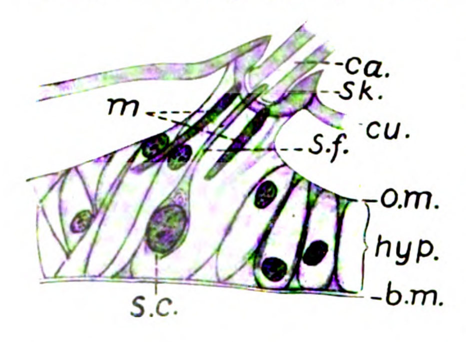


Fig. 20. Bewegliches Tasthaar mit 2 Muskeln (*m*) vom Schenkel der Spinne *Theridium tepidariorum* nach M'INDOO. *ca* Kanal des Haars, in den sich die Sinneszelle (*sc*) fortsetzt, *sk* Sockel des Haars, *sf* Ausläufer der Sinneszelle, *cu* Cuticula, *om* äußere Membran der Hypodermis (*hyp*), *bm* Basalmembran derselben.

oder als dickwandige „Borste“ auftreten, gerade oder gebogen, lang oder kurz sein. Je nachdem wird sie für Druck, Stoß, Zerrung oder

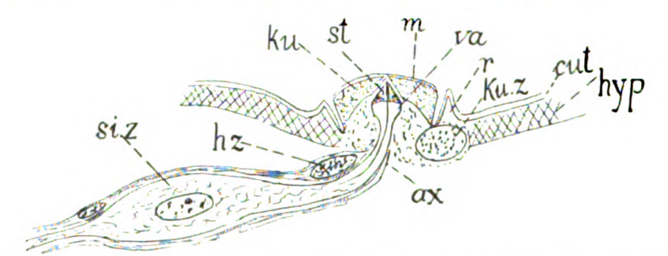


Fig. 21. Schnitt durch eine Sinneskuppel vom Flügelrande des Blattspinners *Larentia bilineata* nach VOGEL. *ax* Achsenfaden, *cut* Cuticula, *hyp* Hypodermis, *hz* Hüllzelle, *ku* Chitinkuppel, *ku.z* Kuppelzelle, *m* Membran der Kuppel, *r* Ringwall, *siz* Sinneszelle (etwas zu klein gezeichnet im Verhältnis zum Endschlauch), *st* Stiftkörper, *va* Vakuole.

Reibung besonders empfänglich sein. Kurze Borsten an den Gelenken können über die Stellung der Glieder zueinander orientieren. Bei Krebsen und wasserbewohnenden Insekten ist die Borste häufig pinselförmig oder federförmig (17), um durch Vergrößerung der Oberfläche die Bewegungen des Wassers leicht wahrnehmen zu können, oder sie ver-

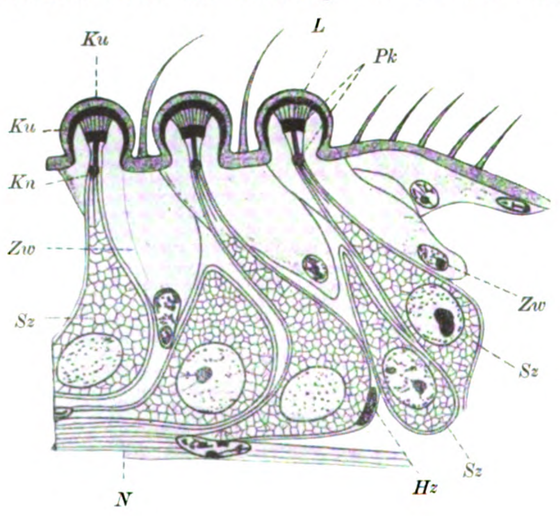


Fig. 22. Papillen der Haltere von *Sarcophaga* nach PFLUGSTAEDT. *Hz* Hüllzelle, *L* Lamelle, *N* Nerv, *Pk* Pilzkörper, *Sz* Sinneszelle, *Zw* Zwischenzelle, *Ku* Kuppe des Pilzkörpers mit mehreren Chitinschichten, *Kn* Knöpfchen.

bindet sich mit dem Körper nicht selten durch eine rundliche, sehr dünne Membran zur Erhöhung der Beweglichkeit. Fig. 18 zeigt einen stark verbreiterten Stachel von *Peripatus*, in den sich mehrere Neuronen fortsetzen, welche außen von Zellen umgeben werden, die das Chitin des Stachels ausgeschieden haben. Die Skorpione haben in beiden Geschlechtern auf der Bauchseite des 2. Abdominalsegments

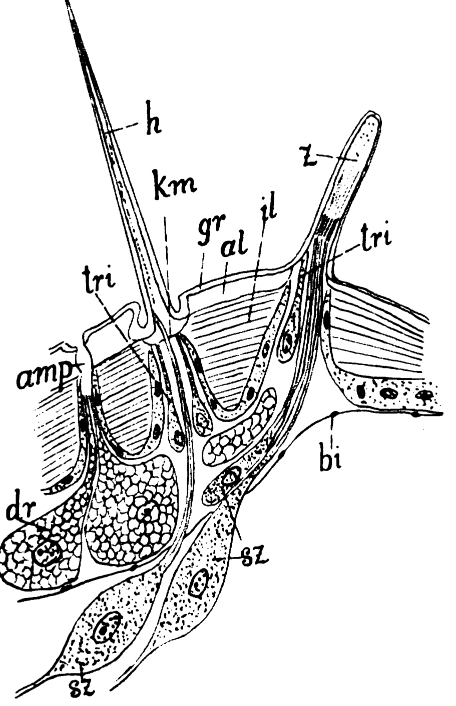


Fig. 23.

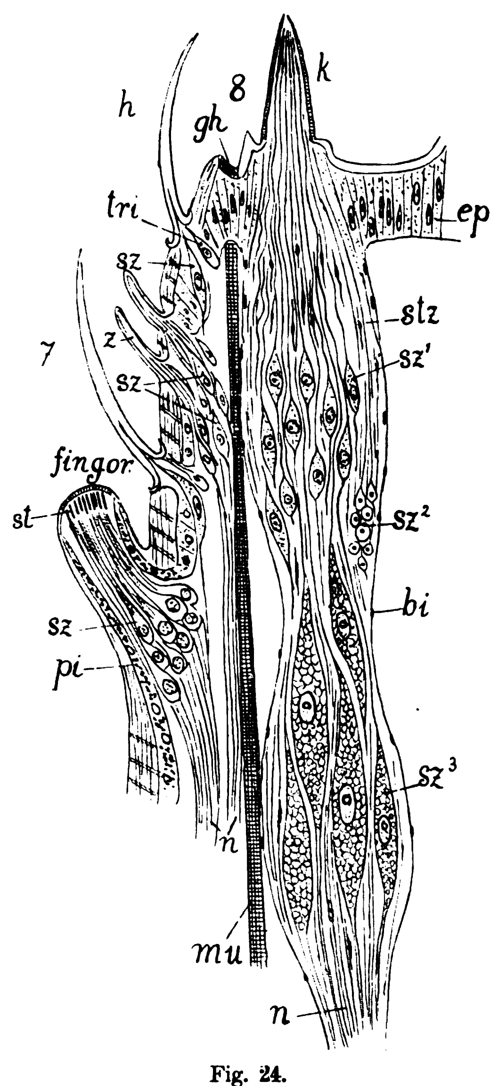


Fig. 24.

Fig. 23. Schnitt durch die Haut des Fühlers von *Lithobius forficatus*. Fig. 24. Schnitt durch die beiden letzten (7 + 8) Fühlerglieder der Diplopode *Polydesmus complanatus*. Nach FUHRMANN. *al* Außenlage des Chitins, *amp* Ampulle der Drüsenöffnung, *bi* Bindegewebe, *dr* Drüsenzelle, *ep* Epidermis, *fing.or* fingerförmiges Organ (Auge?), *gh* Gelenkhaut zwischen dem 7. und 8. Glied, *gr* Grenzhaut des Chitins, *h* Sinneshaar, *il* Innenlage des Chitins, *k* Sinneskegel, *km* Kuppelmembran, *mu* Muskel, *n* Nerv, *pi* Pigment, *st* Stützlamelle, *sz* Sinneszelle, *tri* Trichogenzelle.

gleich hinter der Genitalöffnung 2 „Kämme“, welche modifizierte Gliedmaßen sind. Jeder Kammzahn trägt kurze, zylindrische, am freien Ende quer abgeschnittene „Sinneszapfen“ (19), in denen die Ausläufer mehrerer Sinneszellen endigen. Sie dienen vielleicht der Wollustempfindung. Sehr eigentümlich und noch weiter untersuchungsbedürftig sind gewisse Borsten, welche in einer pigmentfreien Vertiefung am

Cephalothorax des Skorpions *Heterometrus* angetroffen werden. Die Hypodermiszellen unter ihnen bilden eine offene Einstülpung und gehen am äußeren Ende nach SCHEURING in eine Nervenfaser über, sind also inverse Sinneszellen, wie sie auch in der Retina von

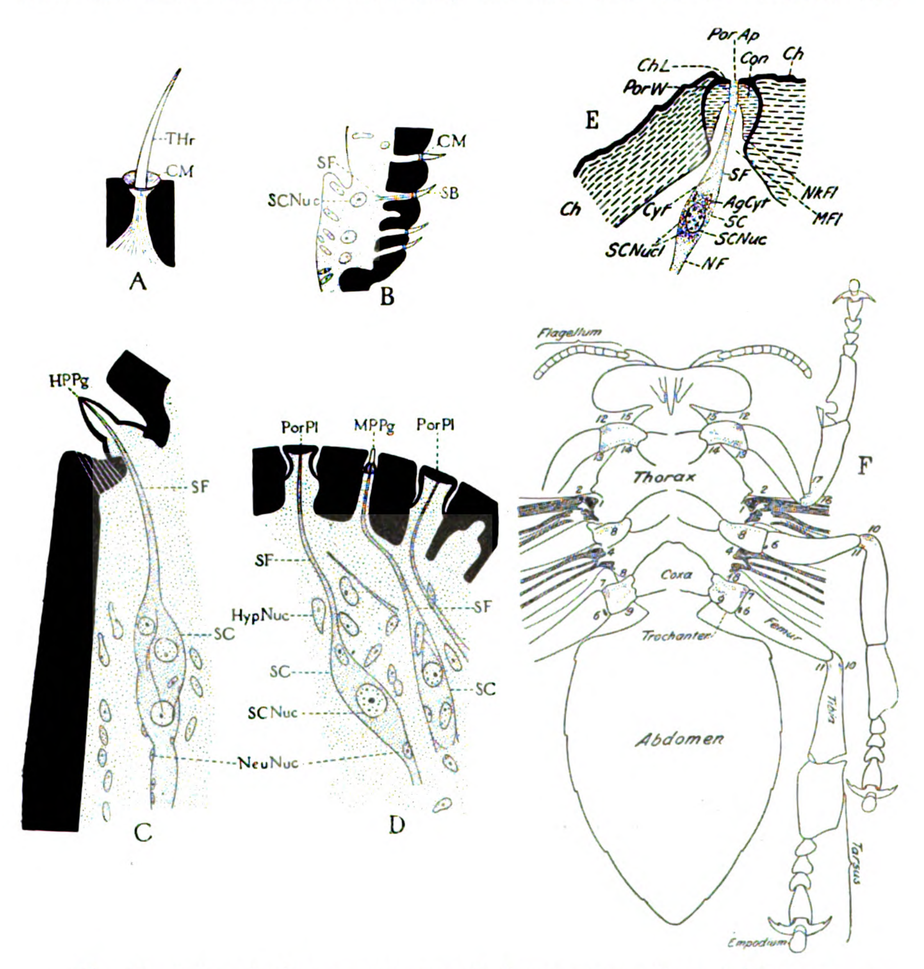


Fig. 25. Antennale Sinnesorgane von *Dytiscus marginalis* nach HOCHREUTHER aus M'INDOO. **A** Tasthaar, *THr*, in einer kelchförmigen Membran, *CM*. **B** kleine Sinnesborste; *SB*, *SF* Sinneszellenfaser, *SCNuc* Kern der Sinneszelle. **C** Schnitt durch einen hohlen Grubenkegel (*HPPg*). **D** Durchschnitt durch Porenplatten (*PorPl*) und massive Grubenkegel, *MPPg*; *NeuNuc* Neurilemmkern, *SCG* Gruppe von Sinneszellen. **E** Porenorgan (sog. Geruchspore) von der Tibia einer Biene nach M'INDOO. *AgCyt* dunkel gefärbte Portion des Protoplasmas, *Ch*, *ChL*, *Con*, *PorW* Chitinteile, *SC* Sinneszelle, *SCNucl* deren Kern, *Cyt* deren Protoplasma, *NF*, *SF* Fortsätze der Sinneszelle, welche aber bei *PorAp* wahrscheinlich nicht frei, sondern verschlossen enden, *MFl* Mund, *NkFl* Hals der Chitinflasche. **F** Bauchseite der Arbeitsbiene mit Porenorganen nach M'INDOO. Die Gruppen derselben sind numeriert und einige mit besonders dicht stehenden Poren sind schwarz gehalten.

Spinnentieren vorkommen. Die Borste kann durch das Chitin hindurch einen Reiz auf sie ausüben. Die Haare der Spinnen sind sehr verschiedenartig. Eine Sorte (20) soll durch basale Muskeln bewegt werden

können, was freilich auch bestritten wird. Die gerade abstehenden, mit kleinen Zähnchen besetzten sog. Trichobothrien werden wir bei den Gehörorganen erwähnen, da sie als Hörhaare gedeutet worden sind. Die rauhe Oberfläche gestattet ebensogut eine Wahrnehmung von Zugreizen bei Berührung mit Gegenständen.

Je nach der Gestalt werden die chitinigen Elemente der Tastapparate der Insekten als Keulen (**25** A), Borsten (**25** B), Zapfen, Kegel (C), Papillen, Kelche, Kuppeln oder Platten (D) bezeichnet. Dabei

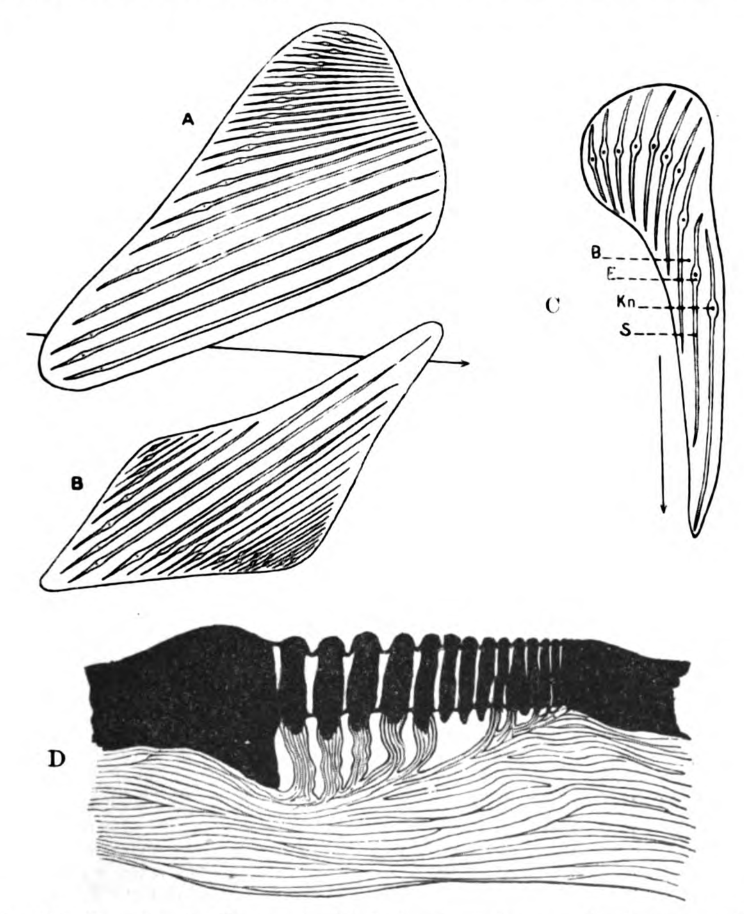


Fig. 26. Leierförmige Organe der Radnetzspinne *Aranea sclopetaria* nach VOGEL. A, B Flächenansicht der Organe auf der Hinterseite der Patella des 4. Beins vom ♀. C dgl. von der Vorderseite des Femurs. D Querschnitt durch den Chitinteil von A

rücken sie häufig in eine Einsenkung des Chitins hinein (**25** C). Nicht selten enden die Haare und Borsten an der Spitze mit einer Oeffnung und entlassen das Sekret einer Drüsenzelle (I, **64** *h*). Sind diese Gebilde mit einer sehr dünnen Chitinhaut versehen, so gelten sie vielfach als chemische Sinnesorgane. Die Kelche und Kuppeln kommen meist in Gruppen angeordnet in den verschiedensten Formen auf den Flügeln der Insekten (**136** *C. Gr.*) oben wie unten vor und nehmen daher wohl den Luftwiderstand wahr. Sie besitzen nicht selten besondere Differen-

zierungen, indem ein Achsenfaden (**21**) den Endschlauch der Sinneszelle durchzieht und unter der Kuppel mit einem Stäbchen (Stiftchenkörper) endigt. Die Sinneszelle wird dabei von besonderen Hüllzellen (Hypodermiszellen?) umgeben, während die Chitinkuppel von einer eigenen Kuppelzelle ausgeschieden wird. Die Sinneszelle erinnert sehr an die Skolopalzelle eines Chordotonalorgans (s. diese). Der Rollrüssel der Schmetterlinge ist namentlich an der Spitze mit Papillen besetzt, die am distalen Ende einen kleinen Tastkegel tragen. Um diesen herum oder auch auf den Seiten der Papille stehen häufig dünne Stacheln, welche ver-

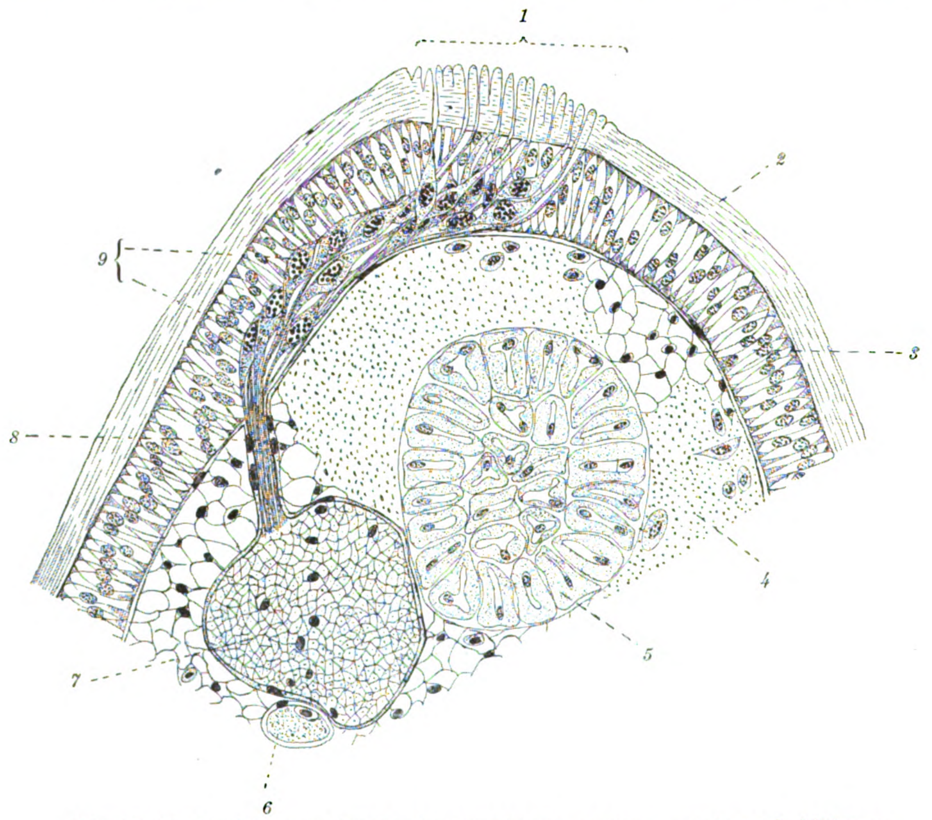


Fig. 27. Tastspalten vom Trochanter der Spinne *Agelena naevia* nach M'Indoo. *1* Spalten (leierförmiges Organ), *2* Cuticula, *3* Hypodermis, *4* venöser Sinus, *5* Muskel, *6* Arterie, *7* Nerv, *8* Seitennerv, *9* Sinneszelle. Die Zeichnung ist insofern inkorrekt, als sich die Sinneszelle durch die Spalte fortsetzt und an einer zarten Membran endigt, welche die Oeffnung begrenzt.

mutlich ebenfalls zum Tasten dienen. Der Rüssel findet so den Weg zu den Nektardrüsen. Das Chitin der Insekten wird an vielen Stellen von feinen Spalten durchsetzt, die wahrscheinlich von einer dünnen Chitinlamelle abgeschlossen werden, an der eine Sinneszelle endet. M'Indoo deutete sie als „Geruchsporen“, weil er sie für offen hielt, aber es ist wahrscheinlicher, daß sie geschlossen sind und mechanisch gereizt werden. Wir wollen sie Spaltorgane nennen. Bei der Biene (**25** E, F) finden sie sich als dorsale und ventrale Gruppen in ganz ähnlicher An-

ordnung, und zwar an der Basis von allen 4 Flügeln, am Schenkelring, Ober- und Unterschenkel aller Beine, am 2. und 3. Tarsus der meisten Beine und am Stachel. Bei den Käfern liegen die Poren am Grunde einer kleinen Vertiefung und bilden Gruppen von einigen wenigen bis über 100 an den Wurzeln der Elytren, auf der Dorsalfläche der Flügel, auf Schenkelring, Tibia, zuweilen auch Femur und Tarsi. Man darf annehmen, daß sie durch die Bewegung dieser Organe gedrückt oder gespannt werden und dadurch das Tier über die Stellung derselben orientieren. Auch bei den Spinnen finden sich solche Sinnesorgane über den ganzen Körper zerstreut, entweder einzeln oder in Gruppen von 2—30. Die letzteren werden meist von einem erhabenen Chitinwulst eingefaßt und dann wegen ihrer Form als **leierförmige Organe** (lyriform organs) bezeichnet (**26, 27**). Jeder Spalt erweitert sich wie ein Trichter am distalen Ende und wird hier von einer dünnen Chitinhaut — vermutlich der Grenzhaut — abgeschlossen, an der die Sinneszelle mit einer kleinen Verdickung endet. Bei der Radnetzspinne *Aranea sclopetaria* finden sich die Leierorgane und Einzelspalten ausschließlich an den Gelenken, und zwar am Distalende des proximalen Gliedes. Sie korrespondieren in der Zahl mit derjenigen der Klauen: zwei Spalten für die 2 Tarsalklauen, eine für den weiblichen Pedipalpus mit einer Klaue, keine am männlichen ohne Klaue. Diese Tatsache macht es sehr wahrscheinlich, daß sie über die Stellung der Klauen Auskunft geben. *Theridium tepidariorium* hat auf jeder Seite von den Leierorganen auf jedem Bein 13, auf der Maxille 7, auf der Mandibel 4 und noch 154 Einzelspalten, so daß zusammen ungefähr 436 Spaltorgane über die ganze Körperoberfläche verteilt sind. Bei anderen Spinnenarten sind die Zahlen etwas geringer. Bei Skorpionen, Telyphoniden, Phryniden, Solifugen, Phalangiden, Acariden finden sich einzelne Spalten, aber meist keine Gruppen.

Eine besondere Besprechung verdienen die **Halteren** der Dipteren, welche aus den Hinterflügeln hervorgegangen sind. Sie sind an der Basis angeschwollen und tragen hier mehrere Gruppen von Sinnespapillen, deren Sinneszellen bei manchen Arten in eigentümliche „pilzartige Körperchen" auslaufen (**22**), an denen ein Knöpfchen, ein Stiftchen und eine faserige Lamelle unterschieden werden können. Ich sehe hierin die rezeptorischen Elemente einer Skolopalzelle (s. diese). Das Knöpfchen und das Stiftchen sind das angeschwollene Ende des Achsenfadens und verwachsen mit der ebenfalls verdickten Grenzmembran des Endschlauchs der Sinneszelle. Die Fäden der Lamelle entsprechen den Fäden, mit denen die amphinematische Skolopalzelle (**133**) an die Cuticula sich anheftet. Die Halteren wurden früher als Gleichgewichts- oder als Steuerorgane angesehen; sie scheinen aber, wie die Klöppel in den statischen Organen der Medusen, dazu zu dienen, durch ihre Schwingungen den an der Basis des Organs befindlichen Sinneszellen Reize zuzuführen, welche zu den Flügelmuskeln und bei *Tipula* auch zu den Beinmuskeln weitergeleitet werden. Es sind also nach v. Buddenbrock Schwirrorgane, welche durch die hohe Frequenz ihrer Bewegungen den Muskeln Nervenenergie verschaffen. Halteren und Flügel bewegen sich normalerweise synchron. Bei *Sarcophaga carnaria* gehen auch von den Beinmuskeln Erregungen zu den Flügelmuskeln; werden die Beine und die Halteren entfernt, so sind die Flügel fast bewegungslos. Die Halteren werden, wie ich annehme, zunächst aktiv in Schwingungen versetzt, wenn irgendwelche Primär-

reize zum Fluge anregen. Beim Fliegen drückt die Luft auf die gewölbte Membran der Sinnespapille, deren Pilzkörper den Reiz aufnimmt und auf die Sinneszellen überträgt; diese leiten ihre Erregung zu den Flügelmuskeln und befähigen sie zu andauernder Tätigkeit. Wie bei höheren Wirbeltieren der Wille den Muskeln Energie zuführt, so tun dies hier die Sinnespapillen.

Die Vielgestaltigkeit der Tastapparate der Arthropoden macht es begreiflich, daß ihre Funktion zuweilen nicht mit Sicherheit festzustellen ist und daß sie unter Umständen mehreren Aufgaben dienen, also komplexe Sinnesorgane (s. S. 11) sind. Wir erwähnen in dieser Beziehung noch zwei Bildungen. Auf dem letzten 8. Antennenglied der **Diplopoden** kommen 4 oder mehr **Sinneskegel** (**24** *k*) von eigentümlichem Bau vor. Sie ragen weiter nach außen vor als die Haare (*h*) und können durch einen Muskel (*m*) mit Hilfe einer Gelenkhaut (*gh*) zurückgezogen werden, weshalb sie als Tastapparate angesehen werden dürfen. Außerdem enden sie mit einer Oeffnung an der Spitze, so daß die hier liegenden mit Kernfarbstoffen sich stark färbenden „Stiftchen“ durch Gase oder durch den Wasserdampf der Luft gereizt werden können, so daß sie vermutlich auch Geruchsorgane oder Feuchtigkeitsprüfer sind, zumal diese Tausendfüßler feuchte Wohnplätze lieben. Dementsprechend finden sich drei Sorten subepithelialer Sinneszellen, deren distale Fortsätze an jenen Stiftchen enden, während die Zellkörper zwei gangliöse Gruppen bilden: zunächst proximal sehr große Zellen (sz^3) mit alveolärem, fettartigen Plasma, welche die peripheren Fasern des Antennennerven (*n*) in sich aufnehmen; die zentralen laufen weiter nach vorn zu kleineren Sinneszellen (sz^1); zwischen beiden liegt noch eine Gruppe ganz kleiner Sinneszellen (sz^2). Die distalen, etwas geschlängelt verlaufenden Fasern dieser drei Zellsorten sollen nach FUHRMANN in den Kegel eintreten. Zwischen ihnen kommen schmale Stützzellen vor. Am 7. Antennengliede von *Polydesmus* sitzt ein kurzer breiter mit Pigmenthülle versehener Zapfen, das sog. fingerförmige Organ, auf welches wir bei den Sehorganen zurückkommen werden.

Weiter seien hier die sog. **pelotaktischen Organe** gewisser Mückenlarven aus der Familie der Limnobiinae erwähnt, die im Schlamme (πῆλος) der Uferzone, zuweilen auch in nassem Moos leben und vermutlich darüber orientieren, ob das Tier sich in dichtem oder in lockerem Schlamm bzw. in reinem Wasser befindet. Bei Gefahr bohren sie sich nämlich in den Schlamm ein, während sie bei Ruhe das Hinterende des zylindrischen Körpers aus demselben herausstrecken, um entweder mit den 4 Analkiemen (**28** *ak*) zu atmen oder bis zum Wasserspiegel vorzudringen, so daß die Luft direkt in die 2 Stigmen (*st*) eindringen kann. Um diese herum stehen meist 2 dorsale (*dz*) und 2 ventrale (*vz*) Zapfen in sternartiger Anordnung, mit denen sich das Tier zuweilen frei am Wasserspiegel aufhängt. Etwa in der Höhe des Afters liegt jederseits seitlich ein „Schlammsinnesorgan“ als eine halbkugelige, 30—50 μ im Durchmesser lange Einstülpung der Haut, welche bis zu 20 kleine, von außen aufgenommene Quarzkörner umschließt und an die sich 6 Muskeln ($m_1 - m_6$) ansetzen. Wie der Querschnitt (**29**) zeigt, wird der Eingang der Höhle überlagert von zahlreichen langen Haaren, welche ihn reusenartig absperren und das Herausfallen der Sandkörner verhindern. Sind diese bei einer Häutung abgestoßen, so kann durch Zug des Muskels m_1 der Eingang erweitert und neues Material aufgenommen werden. In der Höhle sitzen



2 Sinnesborsten (sb_1, sb_2). Ihre dorsale (*dwv*) Chitinauskleidung ist verdickt, wodurch auf dem optischen Schnitt eine Sichelfigur entsteht; die ventrale ist dünn und die Muskeln heften sich nur an das Epithel dieser Region. Da bei den Bewegungen der Larve der letzte Ring beständig eingezogen und wieder ausgestülpt wird, wobei er den Körper im Schlamm nach vorn schiebt, so wird auch das Sinnesorgan abwechselnd nach innen und nach außen bewegt. Durch Kontraktion der Muskeln, welche bei beiden Organen gleichzeitig eintreten, wird in Intervallen etwa von einer Sekunde jede Grube vertieft und vergrößert, wobei Wasser in sie eingezogen und das Sandmaterial umhergewirbelt und gegen die Sinnesborsten geschleudert wird. Beim Erschlaffen der Muskeln wird durch die elastische Chitinsichel die ursprüngliche Form wiederhergestellt. Dieses Spiel tritt jedoch nur bei den Bewegungen der Larve ein, nicht während der Ruhe. Erfolgen sie in reinem Wasser, so wird viel Wasser eingesogen und ein starker Reiz auf die Borsten ausgeübt werden, während dieser um so schwächer ausfallen wird, je dicker und wasserärmer der Schlamm ist. Durch dieses eigenartige Organ findet die Larve die oberflächlichen Schlammschichten, welche ihm am meisten zusagen. Ich habe im vorstehenden die einfachste Form eines halbkugeligen Schlammsinnesorgans mit weitem Eingang

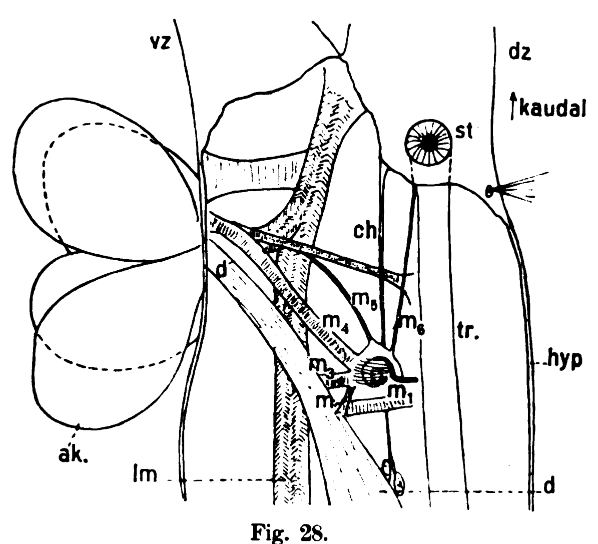


Fig. 28.

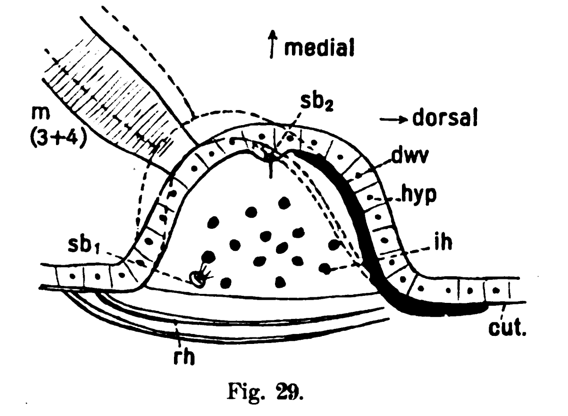


Fig. 29.

Fig. 28. Hinterleibsende der Mückenlarve *Ephelia marmorata* von der Seite gesehen. Die runde Hautausstülpung zwischen den Muskeln m_1—m_6 ist das Schlammsinnesorgan. Von den Zapfen am letzten Ring sind nur die Wurzeln angedeutet.

Fig. 29. Das Organ im optischen Schnitt. Die punktierte Linie deutet an, wie die Grube durch den Muskel *m* nach hinten gezogen und vergrößert werden kann. Nach Wolff. *ak* Analkieme, *ch* Chordotonalorgan, *cut* Cuticula, *d* Darm, *dz* dorsaler Zapfen, *dwv* dorsale Wandverdickung, *hyp* Hypodermis, *ih* Inhaltskörper (Steinchen), *m* Muskel, *rh* Reusenhaar, *sb* Sinnesborste, *tr* Trachee, *vz* ventraler Zapfen.

von *Ephelia marmorata* geschildert. Bei verwandten Arten wird der Eingang enger, indem die Grube die Form einer flachen Tasche annimmt und an der Oeffnung von einer Lippe überlagert wird. Auf der höchsten Stufe (*Limnophila fuscipennis*) wird der sehr enge Spalt des sackförmigen Organs von einer starken Lippe bedeckt; da Sandkörner von außen nicht mehr eindringen können, so dienen 12—16 vom Tier selbst produzierte Chitinkügelchen als Reizapparat. Die dünne ventrale Wand der Grube ist in der Ruhe stark gefaltet, damit sie durch die Muskeln möglichst voluminös wird. Bei einer anderen *Limnophila*-Art liegt vor dem Schlammorgan noch eine Grube mit einem Muskel, aber ohne Reusenhaare, also gleichsam eine phyletische Vorstufe. Bezüglich der Deutung dieser eigenartigen Gebilde schließe ich mich Wolff an, glaube aber, daß sie mit der Bezeichnung „Schlammsinnesorgan“ nicht erschöpft ist. Es wäre merkwürdig, wenn die zahlreichen Tastborsten nicht allein genügen sollten, das Tier zu orientieren, ob es in dickem oder dünnem Schlamm bezw. reinem Wasser sich befindet. Ein besonderes Organ zu einer derartigen Prüfung erscheint also überflüssig. Dieses Bedenken kann entkräftet werden durch den Hinweis auf das Prinzip der „doppelten Sicherung“, dessen sich die Natur oft bedient (Haut- und Kiemenatmung). Der ganze Bau scheint darauf hinzuweisen, daß das Organ auch eine statische Funktion hat. Bei gewöhnlicher Stellung (Bauchseite nach unten) werden sich die Inhaltskörper (**29** *ih*) auf der Ventralfläche ansammeln und bei veränderter Haltung gegen eine der Sinnesborsten rutschen und diese reizen. Die richtige Bezeichnung dieser merkwürdigen Gebilde scheint mir danach statopelotaktische Organe zu sein. Nach dieser Auffassung sind sie für gewöhnlich Statokrypten (offene Statocysten), und nur wenn die Muskeln in Tätigkeit treten, werden sie pelotaktisch. Auch auf den Muskeltonus müssen sie einwirken, denn das Tier nimmt eine schiefe Stellung ein, wenn das Organ auf einer Seite verstopft ist.

B. Vertebrata.

Die Hautsinnes(Tast)organe der Wirbeltiere sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, zeigen aber doch — vielleicht mit Ausnahme des *Amphioxus* — zwei Merkmale, welche sie in Gegensatz stellen zu den Wirbellosen: es fehlen einzeln stehende Sinneszellen in der Epidermis, weil diese vielschichtig geworden ist und die zarten Tastzellen sich daher nur im zahlreichen Verbande, als Knospe, halten können, und es fehlen primäre Sinneszellen; alle sensiblen Zellen der Haut werden von Dendriten umsponnen, sind also sekundär (**1** *c*). Die Verhältnisse des *Amphioxus* sind noch unklar. Es kommen sicher zerstreute Tastzellen in der einschichtigen Epidermis (**I, 165**) vor, namentlich am Rostrum und am Schwanz, welche nach Langerhans ein steifes langes Haar, nach Joseph und Franz eine sehr kleine, kaum aus der Cuticula hervorragende Borste tragen. Dogiel zeichnet sie in direkter Verbindung mit einer Nervenfaser, was von Retzius wohl mit Unrecht bestritten wird, denn es ist, rein theoretisch betrachtet, nicht zu verstehen, warum der *Amphioxus* seine primären Sinneszellen aufgegeben haben sollte. Stiftchenzellen sind von Kölliker für Anurenlarven angegeben worden, aber Leydig hat in ihnen die Zellen erkannt, die später zu Drüsenzellen werden. Ein solcher Funktionswechsel ist unwahrscheinlich, und da ein Zusammenhang mit Nerven noch nicht nach-



gewiesen ist, erscheint die Deutung als Sinneszellen sehr fraglich. An sich wäre das Vorkommen zerstreuter Sinneszellen bei Jungtieren mit niedriger Epidermis nicht auffallend, und es würde als ein Erbteil des *Amphioxus* bzw. der Präcranioten zu deuten sein. Sehen wir vom *Amphioxus* ab, so lassen sich die Tastorgane der Cranioten in 5 Klassen sondern:

1) freie Nervenendigungen (**30, 32, 33**) ohne Sinneszellen und ohne bindegewebige Kapsel. Sie liegen intra- oder extraepithelial und kommen auch dem *Amphioxus* zu. Ihr Bau ist baum-, geflecht- oder knäuelförmig;

2) kapsuläre, zellfreie Sinnesorgane (**34—37**) im Corium oder tiefer;

3) Organe mit „Tastzellen" und dabei ohne (**38—42**) oder mit bindegewebiger Hülle (**43—49**). Sie liegen ursprünglich in der Epidermis, rücken aber häufig in das Corium oder noch tiefer;

4) epitheliale Sinnesknospen (**50—55**);

5) Tasthaare in Verbindung mit Sinneszellen (**56—58**).

Dazu kommen noch als besondere, zur Kontrolle der Wasserbewegung dienende Apparate die Seitenorgane der Fische und wasserbewohnenden Amphibien. Die unter 2 und 3 genannten Organe werden als Tastkörperchen bezeichnet, wenn sie sich durch ihre Hülle scharf gegen die Umgebung abgrenzen.

1. **Die freien Ausläufer der Neuriten** (**30, 32, 33**) endigen wie bei den Wirbellosen teils zwischen den Epithelzellen (**30**) der verschiedensten Organe, besonders der Haut, teils subepithelial im Corium, in der Papille der Vogelfeder, im Periost, in den Gelenkkapseln, in der Pulpa, im Bindegewebe zwischen den Muskelfasern. Reich entwickelt sind sie im Epithel der Wurzelscheide der Säugerhaare, besonders der Tasthaare (I, **276**, S. 302). Auch der einzige bei Wirbeltieren vorkommende Fühler, der vor dem Auge am Rande der Oberlippe sitzende Tentakel der Coecilier, scheint von ihnen in der Epidermis versorgt zu werden. Er kann durch Blutdruck vorgepreßt und durch einen Retraktor zurückgezogen werden.

Unter dem Epithel bilden die markhaltigen Fasern vielfach ein horizontales Geflecht, von dem aus die Seitenäste ohne Mark in das

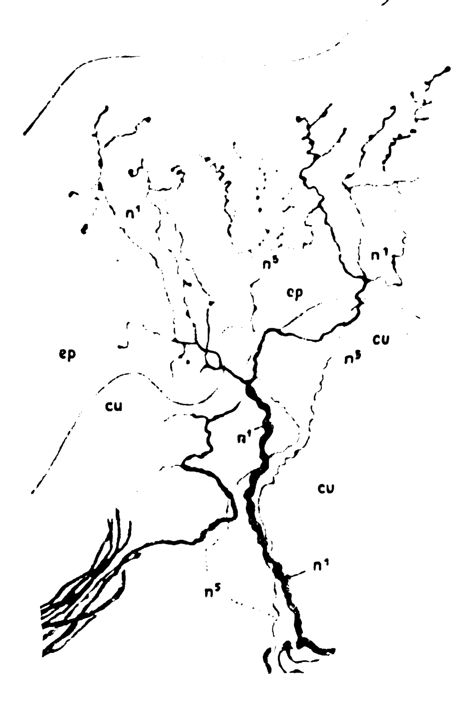


Fig. **30**. Schnitt durch den Nasenrand einer Katze mit zwei Sorten von epithelialen Nervenverzweigungen (n^1, n^5). Nach BOTEZAT. *cu* Cutis, *ep* Epidermis, n^1 dicke Nervenfaser, welche unterhalb der Epithelgrenze die Markscheide verliert. Ihre Fasern weichen dann auseinander und versorgen zwei Papillen. n^5 zwei dünne Fasern, die im Epithel sich sehr zart verästeln.

Epithel eindringen und sich infolge der Zellanordnung zickzackförmig oder schlängelnd in ihm ausbreiten, wobei sie sich vielfach verzweigen. Alle diese Fasern sind häufig „varicös", d. h. sie bilden kleine Knoten, welche sich in die benachbarte Zellen einsenken, manchmal bis dicht an den Kern, und sie enden nicht selten mit solchen. In mehrschichtigen Epithelien dringen sie vielfach bis zu den oberflächlichsten Zellen oder bis zum Stratum corneum vor; auf den Zungenpapillen des Frosches erreichen sie sogar die Oberfläche. Es scheint, daß die feinsten Ausläufer zuweilen Netze bilden, und mit ihnen die Zellen umspinnen. In demselben Epithel können mehrere Sorten von Endverzweigungen vorkommen, so in **30** dicke und dünne. Bezüglich der physiologischen Bedeutung der intraepithelialen freien Nervenendigungen kann zunächst angenommen werden, daß viele von ihnen druckempfindlich und an den sog. **Druckpunkten** der menschlichen Haut besonders

A



B

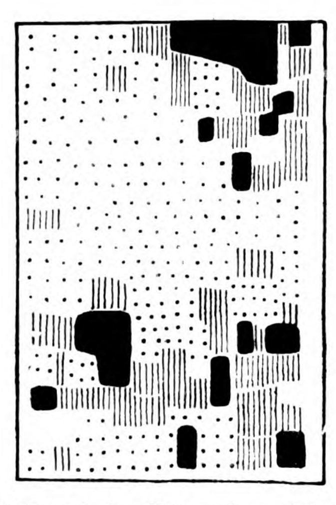


Fig. **31**. Topographie des Kältesinnes (A) und des Wärmesinnes (B) an derselben Stelle der Vorderfläche des Oberschenkels, nach GOLDSCHEIDER. Die schwarzen Stellen sind stark, die schraffierten mittelmäßig, die Punkte schwach empfindlich. Die weißen Partien sind unempfindlich für den betreffenden Reiz.

konzentriert sind. In dieser kommen aber auch die BLIXschen **Kälte- und Wärmepunkte** vor, und zwar sind erstere viel zahlreicher als letztere (**31**). Ihnen müssen spezifische Kälte- und Wärmenerven entsprechen, denn wenn ein Kältepunkt durch eine heiße Nadel gereizt wird, so entsteht die sog. paradoxe Kälteempfindung. Der umgekehrte Versuch der paradoxen Wärmeempfindung ist schwieriger anzustellen, wahrscheinlich weil die Endorgane für Wärme tiefer in der Haut liegen und der kalte Gegenstand daher die oberflächlichen Kälteorgane mitreizt. Die intraepithelialen Nerven sind daher wohl sicher Vermittler der Kälteempfindung, während es noch ganz unsicher ist. welche Organe über die Wärme orientieren. Weiter sind die freien Nervenendigungen bei Fischen und Amphibien chemische Rezeptoren. Wird ein Tropfen einer dünnen Lösung von HCl, NaCl, Chinin oder anderen Stoffen auf ihre Haut gebracht, so machen sie

Fluchtbewegungen. *Ammocoetes* und *Amiurus* reagieren am stärksten hierauf am Kopf, weniger am Schwanz und noch weniger am Rumpf. Bei Amnioten mit starkem Stratum corneum ist diese Reizbarkeit natürlich sehr herabgesetzt und zeigt sich erst bei starken Konzentrationen. Anamnier reagieren hingegen oft sehr fein, *Ammocoetes* z. B. noch auf 1 : 640 einer normalen HCl-Lösung am Kopf, auf 1 : 4 am Schwanz und 1 : 20 am Rumpf (PARKER). Man nennt eine derartige Reizbarkeit den allgemeinen chemischen Sinn im Gegensatz zu den Riech-, Schmeck- und Tastempfindungen. Endlich sind die intraepithelialen Nerven auch die Erreger des gefürchteten **Schmerzgefühls.** v. FREY nahm besondere Schmerznerven an, welche besonders in den oberflächlichen Hautschichten der höheren Tiere liegen sollten, deren Zentren aber unsicher blieben. Diese Auffassung hat erheblichen Widerspruch erfahren durch GOLDSCHEIDER u. a., da das Schmerzgefühl sich nicht scharf von Druck-, Spannungs- und anderen Gefühlen des Menschen abgrenzen läßt und ein Reiz der sog. Schmerzpunkte sehr oft zunächst als Druck und erst beim Stärkerwerden als Schmerz empfunden wird. Danach ist der Schmerz nicht als eine besondere Modalität (s. S. 5), sondern als eine eigenartige Qualität der Tastempfindung anzusehen, für die auch kein besonderes Gehirnzentrum anzunehmen ist. und die eintritt bei starker Reizung der Tastnerven. Sicher ist, daß nur die taktilen Nerven des Menschen schmerzen können. Unser Auge und Ohr können bei zu starker Reizung Unlustgefühle haben, welche aber verschieden sind vom eigentlichen Schmerz. Bei zu grellem Licht, schrillen Tönen, zu hoher Kälte oder Wärme können benachbarte Tastnerven miterregt werden und eine Schmerzempfindung erzeugen, die aber nicht mit dem Opticus, Acusticus, den Kälte- und Wärmenerven zusammenhängt. Mir erscheint die Frage, ob Schmerznerven vorhanden sind oder fehlen, noch nicht spruchreif. Die menschliche Epidermis ist so reich an den verschiedensten Endverzweigungen, daß sehr wohl eine Sorte dieser Anpassung dienen könnte, die als warnendes Signal und als bester Bundesgenosse der Heilkunst vor Ausbruch der Krankheit oder während derselben sich einstellt. Der Schmerz zwingt Mensch und Tier zur Ruhe und Schonung des erkrankten Organs, womit dem natürlichen Heilungsprozeß die Wege geebnet werden. Die Tatsache, daß die Schmerzempfindung aufgehoben sein kann (Analgesie). während Berührung und Temperatur wahrgenommen werden, spricht sehr, wenn auch nicht einwandfrei, für spezifische Schmerznerven; desgleichen die Beobachtung, daß an den Schmerzpunkten der Haut die leichte Berührung mit einer spitzen Nadel sofort Schmerz erzeugt, aber keine Druckempfindung; ferner daß ein Teil der Wangenschleimhaut nur druck-, aber nicht schmerzempfindlich ist. Eine Entscheidung wird sich erzielen lassen durch genaue histologische Untersuchung solcher Hautstellen mit nur einer Empfindlichkeit. Auf 1 qcm menschlicher Haut kommen durchschnittlich für: Wärme 2. Kälte 13, Druck 25, Schmerz 200 Punkte, was für die ganze Haut die Zahlen 30000, 250000, 500000, 4000000 ergeben würde. Diese Skala zeigt sehr deutlich, welche Rolle jene Reize bei der Selbsterhaltung spielen. Für die nur selten lebensgefährlich werdende Wärme haben wir, obwohl sie uns so angenehm ist, nur relativ wenige, für den gefürchteten Schmerz sehr viele Hautpunkte.

Die im Corium, Perichondrium und Periost vorkommenden freien, d. h. nicht von einer bindegewebigen Kapsel umhüllten Endverzwei-



gungen sind ebenfalls sehr verschiedenartig, und dieselbe Nervenfaser steht zuweilen mit mehreren differenten Apparaten in Verbindung. Es lassen sich 3 durch Uebergänge verbundene Typen unterscheiden, welche nebeneinander vorkommen können, z. B. alle drei in den Hornpapillen des Vogelmundes und im Bindegewebe der menschlichen Augenmuskeln. Erstens lockere oder dichte, weit oder engmaschige Netze und Schlingenbildungen, die von den Fischen an bis zum Menschen weit verbreitet sind; beim letzteren finden sie sich besonders zwischen den Papillen der Epidermis und geben in diese Seitenäste ab. Zweitens Endbäumchen (**32**), deren feinste Ausläufer häufig wieder Netze bilden. Sie breiten sich vielfach subepithelial aus, z. B. in sehr großer Zahl im menschlichen Nagelbett, kommen aber auch in der Knorpel- und Knochenhaut vor. Drittens Endknäuel, deren marklose Fäden aus einer oder aus mehreren markhaltigen Nervenfasern hervorgehen. Sie werden namentlich im Corium der nackten, nicht mit Schuppen, Federn oder Haaren bedeckten Haut der Wirbeltiere beobachtet. Beim Menschen liegen sie in den Coriumpapillen und als langgestreckte sog.



Fig. **32**. Komplizierte, schief zur Hautoberfläche gestreckte Endbäumchen aus der tieferen Coriumschicht der Katzennase, hervorgegangen aus einer dicken markhaltigen Nervenfaser. Methylenblaupräparat. Nach BOTEZAT.

RUFFINIsche Körperchen (**33**) in der tieferen Lederhaut und in der Unterhaut. Man hat sie ohne zwingenden Beweis als Wärmerezeptoren gedeutet, was schon wegen ihrer tiefen Lage sehr unwahrscheinlich ist. Vermutlich vermitteln sie das Gefühl für Zerrungen, Dehnungen und ähnliche mechanische Reize.

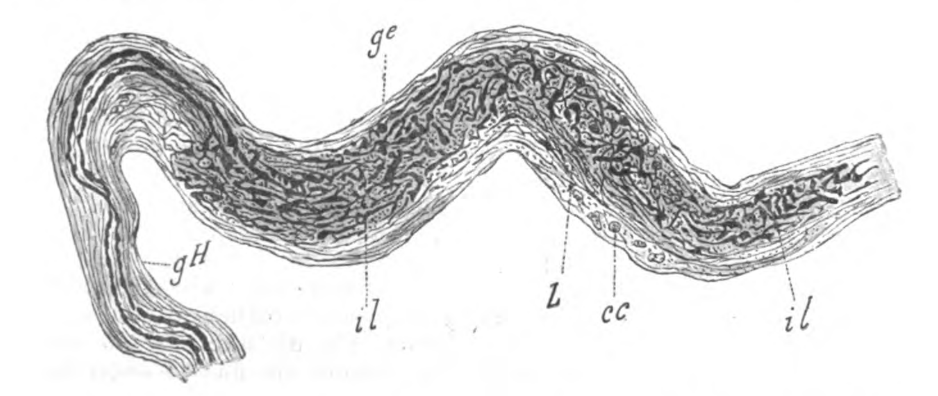


Fig. **33**. RUFFINIsches Körperchen nach RUFFINI. *gH* bindegewebige Hülle des Nerven (HENLEsche Scheide). Sie setzt sich fort in die bindegewebige, nach außen nicht scharf abgesetzte Hülle (*ge*) des Knäuels. *L* deren Stützsubstanz, *cc* deren Kern, *il* Nervenendgeflecht.

2. Kapsuläre zellfreie Tastkörperchen (34—37). Werden die im Bindegewebe liegenden Endverzweigungen von einer lamellösen bindegewebigen Kapsel umhüllt, so entstehen Tastkörperchen, welche von den eben beschriebenen Apparaten nicht prinzipiell verschieden, aber nach außen gut abgegrenzt sind. Sie können Seitenzweige abgeben, welche wieder in freie Endnetze auslaufen. Da besondere Tastzellen in ihnen fehlen, nennen wir sie zellfreie Tastkörperchen. Es scheint, daß alle diese Organe von einer dicken zentralen Hauptfaser und einer dünneren Nebenfaser, welche mit einem korbartigen Geflecht jene umschließt, gebildet werden (34, 35 n^1, n^2). Ueber den Zweck dieser Einrichtung siehe weiter unten. Die Bezeichnung „Endkolben"

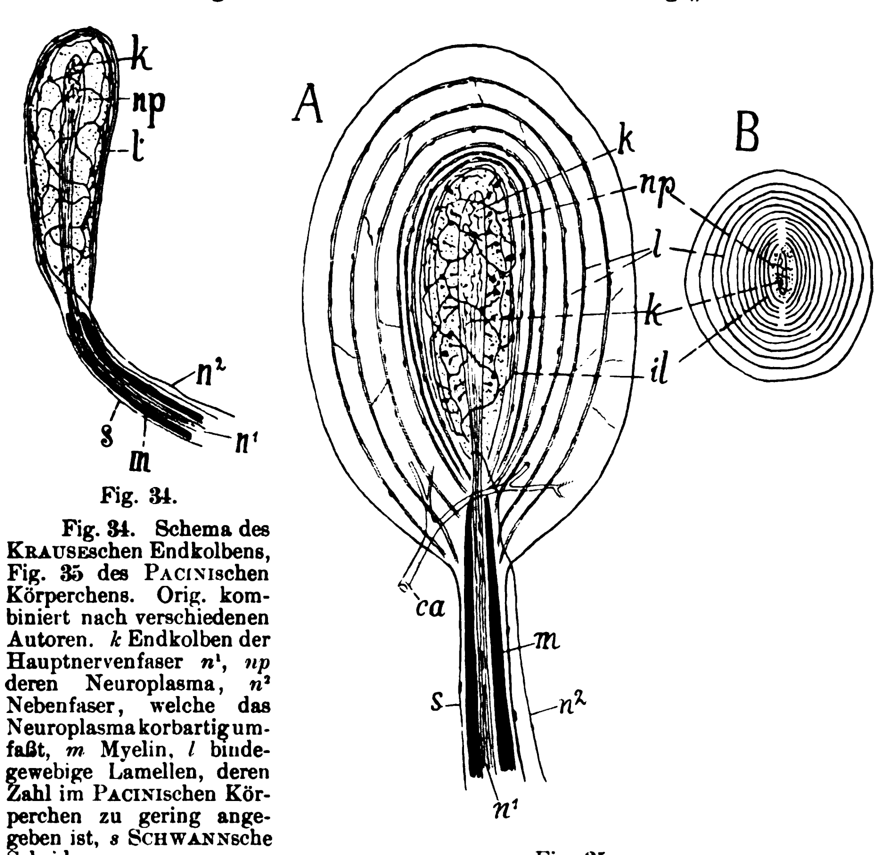


Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 34. Schema des KRAUSEschen Endkolbens, Fig. 35 des PACINIschen Körperchens. Orig. kombiniert nach verschiedenen Autoren. *k* Endkolben der Hauptnervenfaser n^1, *np* deren Neuroplasma, n^2 Nebenfaser, welche das Neuroplasma korbartig umfaßt, *m* Myelin, *l* bindegewebige Lamellen, deren Zahl im PACINIschen Körperchen zu gering angegeben ist, *s* SCHWANNsche Scheide.

trifft nur auf die einfacheren hierher gehörigen Organe zu. Es lassen sich 5 Typen unterscheiden, deren physiologische Bedeutung noch unklar ist, und die sich morphologisch nicht scharf voneinander unterscheiden, da Uebergänge vorkommen.

Die **KRAUSEschen Endkolben** (34) aus dem Bindegewebe der Lippen, der Zunge, der Milchdrüse, der Conjunctiva der Säuger sind klein, langgestreckt und haben nur eine dünne Kapsel. Das kolbig verdickte Ende des Nerven besteht aus einem sehr engen Neurofibrillennetzwerk und wird umgeben von körnigem Neuroplasma, um

das sich das varicöse Flechtwerk der Nebenfaser ausbreitet. Im Corium der Schweineschnauze sind diese Gebilde sehr lang und wellenförmig gebogen. Die **VATER-PACINIschen (35) Tast-** oder **Lamellenkörperchen** der Säuger (zuerst gefunden 1741 von dem Wittenberger Anatomen A. VATER bei der Präparation der Fingernerven, neu ent-

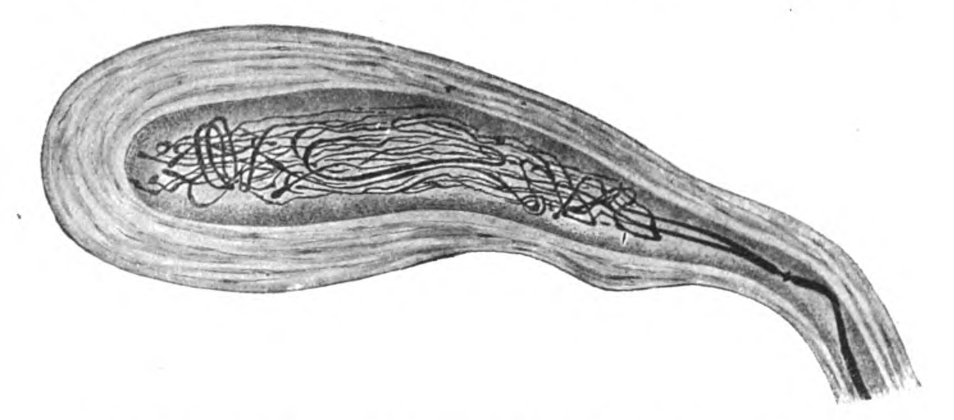


Fig. 36. GOLGI-MAZZONIsches Körperchen. Das Gitter der Nebenfaser ist nicht gezeichnet. Aus LUCIANI.

deckt 1836 von FILIPPO PACINI) sind viel größer, zuweilen über 1 mm lang, elliptisch geformt, gerade oder gebogen und besitzen eine sehr dicke Kapsel von konzentrischen Doppellamellen, zwischen denen mit Flüssigkeit gefüllte Spalten liegen. Die äußeren von ihnen enthalten elastische Fasern, während die innersten ca. 6 Lamellen aus je 2 Doppel-

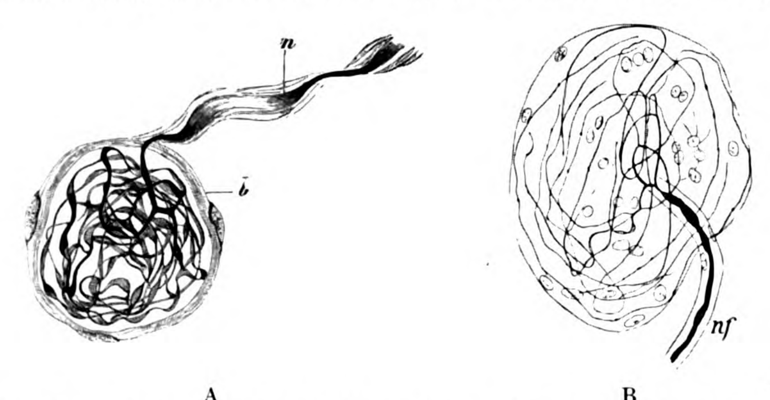


Fig. 37. A GOLGI-MAZZONIsches Körperchen aus dem Randteil der Conjunctiva des Menschen, aus WIEDERSHEIM. *n* Nervenfaser, *b* bindegewebige Hülle. B Terminalkörperchen aus der Brustflosse von *Scyllium*, nach WUNDERER. *nf* Nervenfaser.

blättern bestehen, welche die Breitseite des Kolbens umgreifen und in der Kantenfläche zusammenstoßen. Der Achsenfaden schwillt keulenförmig an und trägt viele kleine gestielte Knöpfchen, welche in dem umgebenden Neuroplasma liegen. Die Nebenfaser (n^2) umgibt den ganzen Innenkolben mit einem varicösen Gitter. In die Basis des

Körperchens dringen Blutkapillaren. Charakteristisch ist ferner ihre tiefe Lage in der inneren Coriumschicht, in der Subcutis, den Mesenterien, dem Peritoneum, der Pleura, den Sehnen, den Gelenkkapseln und im Periost. Sie sind bis jetzt nur von Säugern sicher nachgewiesen worden. Wir verdanken ihnen und den Tastorganen in der Haut die Fähigkeit, auch bei geschlossenen Augen über die Lage jedes Gliedes orientiert zu sein; in den inneren Organen sind sie wohl in erster Linie Krankheitsindikatoren, ähnlich den Schmerznerven der Haut, denn es hat sich bei Operationen feststellen lassen, daß sie im Peritoneum des Menschen gegen Druck und Berührung mit heißen oder sehr kalten Instrumenten unempfindlich sind. In den Mesenterien der Katze schmiegen sie sich den größeren Blutgefäßen so eng an, daß sie wahrscheinlich den Blutdruck regulieren. Bei den beiden folgenden Organen handelt es sich um kapsuläre knäuelförmige Endorgane. Die **Golgi-Mazzonischen Körperchen** (**36**) sind kugelige bis langgestreckte Knäuel einer Hauptfaser und einer äußeren dünnen Nebenfaser, welche in einigem Abstande von einer mäßig dicken Kapsel eingeschlossen sind. Sie haben, abgesehen von der Kapsel, große Aehnlichkeit mit den Ruffinischen Knäueln. Sie finden sich im Corium der Subcutis, der Conjunctiva (**37** A), dem Peritoneum des Menschen, ferner auch in der Rinderschnauze. In der Literatur werden diese Gebilde zuweilen als „vereinfachte oder als modifizierte Pacinische Körperchen" bezeichnet. Dünner ist die Kapsel der rundlichen **Genitalkörperchen** aus dem Corium der Glans penis, welche als Wollustorgane anzusehen sind. Auch hier verknäueln sich eine Haupt- und eine Nebenfaser. Bei den **Terminalkörperchen der Haie,** welche im Bindegewebe der Flossen neben den Knorpelradien und Hornstrahlen liegen (**37** B), kann man kaum von einer Kapsel sprechen, sondern der Knäuel wird zusammengehalten von einem bindegewebigen protoplasmatischen Netzwerk, in dessen größeren Knotenpunkten 1 oder 2 Kerne liegen. Die Nervenfäden legen sich ihm eng an und werden von ihm umhüllt. Das ganze Körperchen wird also hier von Bindegewebe durchsetzt. Diese Endorgane schwanken zwischen 50—720 μ Länge und haben eine kugelige, ovale, birnförmige oder auch unregelmäßige Gestalt. Sie sind die einzigen Tastkörper unter den Anamniern, welche bis jetzt mit Sicherheit nachgewiesen sind.

3. Tastorgane mit Tastzellen. Bei vielen anderen Tastorganen schmiegen sich die Endapparate an eine Sinneszelle, die sog. Merkelsche Tastzelle. Diese nimmt also den Reiz zunächst auf und überträgt ihn auf eine oder mehrere Nervenfasern. Die Endapparate entstehen dadurch, daß eine Faser unter Verlust der Markscheide und des Schwannschen Neurilemms an die Zelle herantritt und entweder mit einer knopfförmigen Verdickung (**39**) in sie eintritt oder sie netzartig umspinnt (**40, 44**) oder ein flaches Geflecht (Tastscheibe, Meniscus) erzeugt, das sich schalenförmig an die Zelle, zuweilen auch gleichzeitig an eine zweite, anlegt (**41**). Sehr häufig wird eine Tastzelle doppelt innerviert, indem eine dicke Hauptfaser an einer Tastscheibe endet, während eine zarte Nebenfaser sie korbartig umspinnt. Die Tastzellen liegen bei *Hatteria,* Schildkröten und Säugern in der Basalschicht der Epidermis, sind also ectodermalen Ursprungs. Hierin prägt sich ein primitiver Zustand aus, der dadurch entstanden sein wird, daß die intraepithelialen Nervenfasern gewisse Zellen dicht umspannen. Auf höherer phyletischer Stufe rückten diese Zellen in die



obere Coriumschicht, so bei Amphibien, Reptilien (**43**), Vögeln (**40**) und Säugern, wobei sie vielfach zu komplizierten Apparaten wurden, indem mehrere bis viele Tastzellen eng zusammentraten und von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt wurden (**47**, **48**). Sie kamen hierdurch in eine geschütztere Lage und wurden unabhängig von den durch das Abwerfen des Stratum corneum bedingten Regenerationsprozessen der Epidermis. Je tiefer der Apparat verlagert wird, desto schwerer gelangen die Tastreize bis zu ihm. Diese Einbuße an Empfindlichkeit wird ausgeglichen durch die Zahl der Tastzellen und dadurch, daß die Organe meist in der oberflächlichsten Coriumschicht liegen.

Die Apparate mit Tastzellen zerfallen demnach in

epidermale: 1) einzelne Tastzellen; 2) gehäufte Tastzellen;
coriale: 1) einzelne freie Tastzellen; 2) Gruppen von freien Tastzellen; 3) Gruppen von Tastzellen in einer bindegewebigen Kapsel.

Selbst wenn die corialen Tastzellen ontogenetisch zuweilen nicht mehr aus dem Ectoderm, sondern auf dem abgekürzten Wege aus dem Mesoderm entstehen sollten, wie dies für die Grandryschen Körperchen angegeben wird, ist der phylogenetische Verlauf offensichtlich.

I. Epidermale Tastkörper mit Tastzellen. Die letzteren werden nach ihrem Entdecker „Merkelsche Tastzellen" genannt und die einzeln liegenden als einfache bezeichnet. Sie finden sich bei Schildkröten im Epithel der Zunge, wo sie angeblich nur von einer Nervenfaser versorgt werden, während in der Epidermis 2 Nerven an sie herantreten. Bei *Hatteria* (**38**) liegen mehrere solche Zellen in der untersten Schicht der Epidermis nach Art einer Sinnesknospe nebeneinander und bilden einen hellen „Tastfleck", von denen 2—4 am Hinterrande jeder Schuppe angetroffen werden. Die Innervierung ist noch nicht genau erforscht. Die Säuger zeigen einfache Tastzellen sehr häufig in den untersten Epidermisschichten empfindlicher Körperstellen (Finger- und Zungenspitze, Gaumen), selten treten sie paarweise an einer Tastscheibe auf. Man findet sie einzeln oder mehrere dicht nebeneinander. Sie besitzen eine Haupt- und eine Nebenfaser, und die letztere kann mit Seitenästen in die umgebenden Zellen ausstrahlen. In großen Mengen finden wir einfache Tastzellen in der äußeren Wurzelscheide der Tasthaare (I, **276**, S. 302), wo sie deren große Empfindlichkeit bedingen. Bei dem im übrigen sehr primitiven Borstenigel, *Centetes ecaudatus*, sind sie merkwürdigerweise am Naseneingange schon ins Corium gerückt, wo sie sich zu großen Gruppen anhäufen. Die Nervenfaser legt sich nicht scheibenförmig an die Zelle an, sondern umhüllt sie allseitig mit einem dichten Geflecht. Zu besonderer Höhe haben sich die Epithelzellen entwickelt in den sog. **Eimerschen Organen** (**39**) der

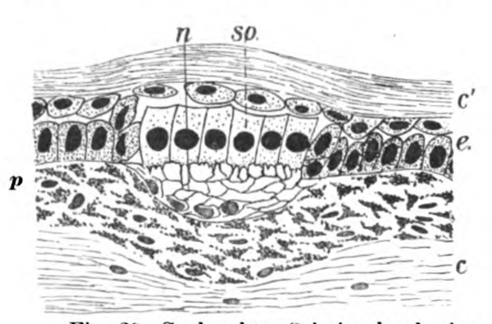


Fig. **38**. Senkrechter Schnitt durch einen Tastfleck auf einer Körperschuppe von *Hatteria*, nach Maurer. *c* Corium, *c'* Strat. corneum, *so* Tastzellen der basalen Epidermisschicht, *n* Nervennetz darunter mit verästelten Zellen, *p* Pigmentschicht des Coriums. *e* Epidermis.

Maulwurfsschnauze, deren Oberfläche für das bloße Auge dicht mit ca. 5000 Körnern bedeckt ist. Die Zellen bilden hier innerhalb der Epidermis zylindrische Körper, in deren Achse 1—3 dicke, meist unverzweigte Nervenfasern zickzackförmig verlaufen, während zahlreiche dünne und häufig verästelte Randfasern sie von außen umgeben. Beide gehen von demselben subepithelialen Nervenplexus aus, können also nicht als Haupt- und Nebenfasern gedeutet werden. Sie bilden Knöpfchen von feinsten Fibrillenbüscheln, welche tief in die Zellen eindringen, und zwar häufig mehrere in dieselbe Zelle, und nach außen zu größer werden. Die Entstehung dieser Sinneszellen aus gewöhnlichen Epithelzellen tritt hier deutlich hervor. Unter jedem Organ liegen 1—2 KRAUSEsche Endkolben und zwischen den basalen Epithel-

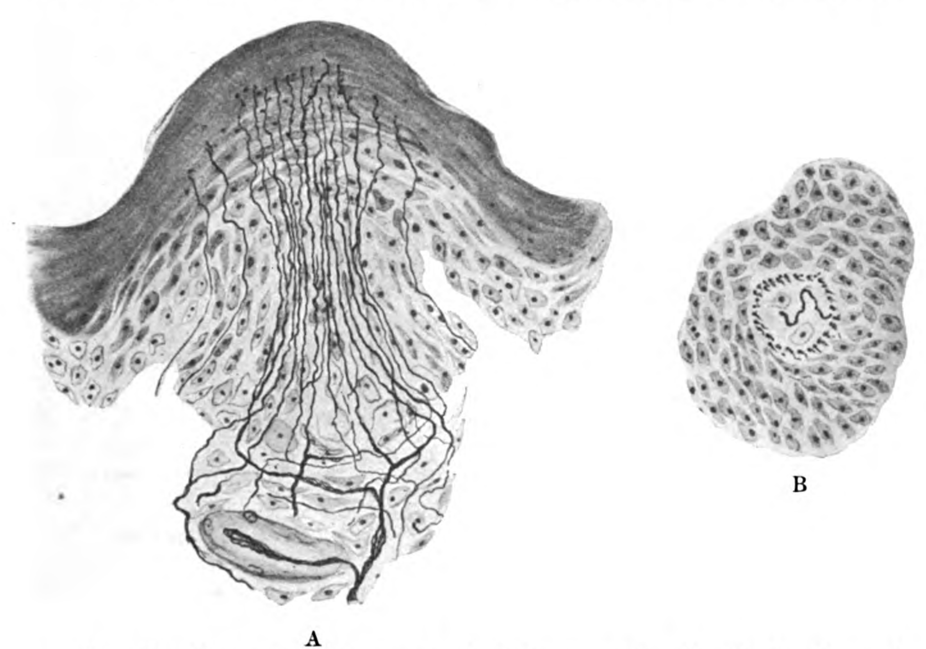


Fig. 39. EIMERsches Organ aus der Schnauzenspitze des Maulwurfs, nach BIELSCHOWSKY. A Medianschnitt. Die dickere Axialfaser und die MERKELschen Tastzellen zwischen den basalen Epidermiszellen sind nur undeutlich zu sehen. Im Corium ein KRAUSEscher Endkolben. B Querschnitt mit geschlängelter Axialfaser und zahlreichen Randfasern.

zellen mehrere MERKELsche Tastzellen. Dazu kommen noch viele Tausende von intraepithelialen Nervenfasern zwischen den EIMERschen Organen. An Stelle des rudimentären Auges ist also die Schnauze als hochentwickelter Orientierungsapparat getreten, der wohl außer Druck auch Temperatur und Feuchtigkeit wahrnimmt.

II. Coriale Tastkörper mit Tastzellen. Tastzellen, die einzeln oder in Gruppen frei im Bindegewebe, und zwar meist dicht unter der Epithelgrenze liegen, sind bei Amphibien, Reptilien und Vögeln weit verbreitet, während sie bei Säugern, wie erwähnt, nur selten (*Centetes*) vorkommen. Die frei im Corium liegenden **MERKELschen Tastzellen** zeigen die charakteristischen Verhältnisse am deutlichsten

(**40**); derselbe Nerv kann mehrere Tastzellen versorgen, die dann in einer Gruppe zusammenliegen, wobei dieselbe Tastscheibe sich zuweilen zwischen 2 Zellen legt (**41**). Die Scheibe wird gebildet von einem engmaschigen fibrillären Netzwerk (**40** *ts*), welches von etwas Neuroplasma umgeben wird. Die Zelle selbst (*me*) hat einen großen, häufig acentrischen Kern und ihr Plasma enthält oft gröbere Körner und Tropfen. Das Korbgeflecht der Nebenfaser n^2 ist locker und kann von mehreren Fasern gebildet werden. Seine Elemente sind zuweilen ungleich dick und stets durchsetzt von Varicositäten. Ich halte dieses äußere Netzwerk für eine Einrichtung zur Summierung der Reize, indem die in das benachbarte Gewebe ausstrahlenden Ausläufer ebenfalls gereizt werden und ihre Erregungen auf die Tastzelle übertragen. In den Mundhöhlenpapillen des Sperlings können zwei verschiedene Menisken durch eine Faser verbunden sein, und es kommt vor, daß dieselbe Zelle von 2 Tastscheiben umgriffen wird.

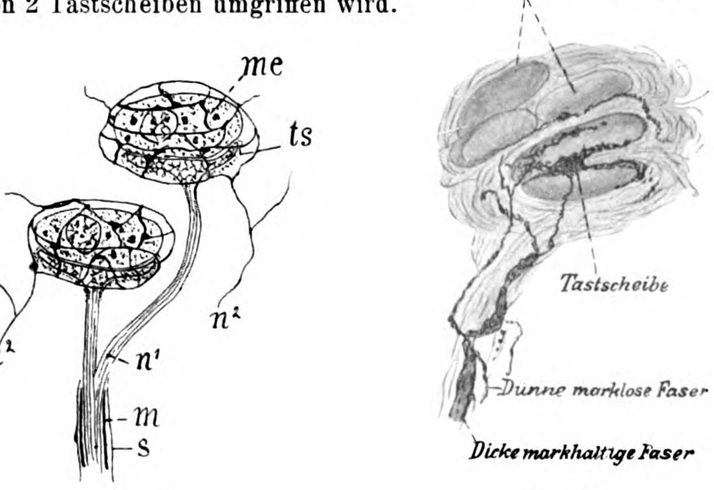


Fig. 40. Fig. 41.

Fig. **40**. Schema einer MERKELschen Tastzelle aus dem Corium der Mundpapillen des Sperlings. Orig. nach den Angaben von BOTEZAT. *m* Markscheide, *me* MERKELsche Zelle, n^1 Hauptfaser, n^2 Nebenfaser, *s* SCHWANNsche Scheide, *ts* Tastscheibe.

Fig. **41**. Gruppe von Tastzellen aus dem Gaumen des Haushuhns. Nach BOTEZAT.

Auch hierin sehe ich Mittel zur Reizverstärkung. Sollte sich freilich herausstellen, daß das äußere Netzwerk zum Sympathicus gehört, so läge eine Art Wechselsinnesorgan vor (s. S. 4). Solche coriale Gruppen können sich äußerlich als Tastflecke abheben. Bei *Rana* sind es kleine dunkle makroskopisch sichtbare Flecke an der Fußsohle, am Rücken und besonders an den Hinterextremitäten. Die größeren springen als kleine Erhebungen vor. Sie enthalten bald wenige, bald viele Tastzellen, und die ganze Gruppe wird von Pigment umhüllt. Bei den Schlangen treten sie uns entgegen als 2 helle Flecke mit verdünntem Stratum corneum in der Nähe des Hinterrandes der Schuppe, unter denen eine Gruppe freier Tastzellen liegt. Die Epidermiszellen zeigen nichts Besonderes, nur bei *Acrochordus* (**42**) nehmen sie den Charakter einer Sinnesknospe an. In der Zunge der Krokodile wird der Haufen von Tastzellen um-

geben von einem dichten Schlingenwerk von Nervenfasern. Die Krokodile leiten weiter über zu den **kapsulären Tastkörpern** mit Tastzellen. Man erkennt schon mit bloßem Auge auf den Schuppen der Kiefer und des Bauches kleine braune Flecke in Einzahl oder 5–8 in einer Reihe. Die Hornschicht ist auf ein Minimum reduziert (**43**), und darunter liegen säulenförmige Körperchen, die aus mehreren übereinanderliegenden Tastzellen bestehen und von einer dünnen

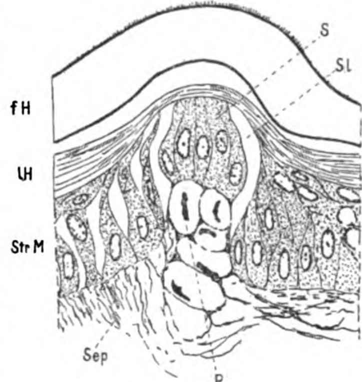


Fig. 42. Schnitt durch ein Sinnesorgan der Oberlippenschuppe der Schlange *Acrochordus javanicus* nach SCHMIDT. *fH*, *lH* feste und lockere Hornschicht, *StrM* Stratum Malpighii, *S* epithelialer Teil des Sinnesorgans, *Sl* Schrumpflücken, *P* Cutispapille mit Tastzellen, *Sep* subepitheliale Cutis.

Bindegewebsschicht umhüllt werden, aber noch ohne scharfe Abgrenzung gegen die Umgebung sind. Die **GRANDRYschen Körperchen** aus der Zunge und Schnabelspitze der Schnepfen, Enten und der Wachshaut

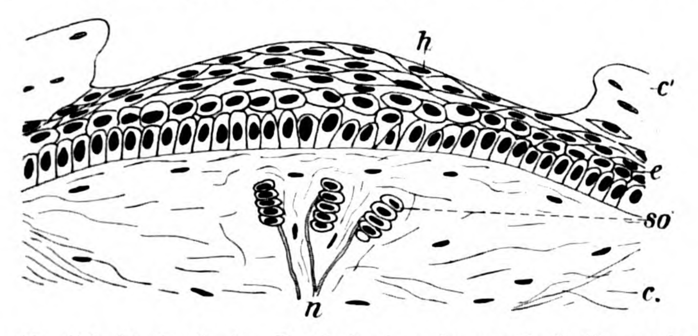
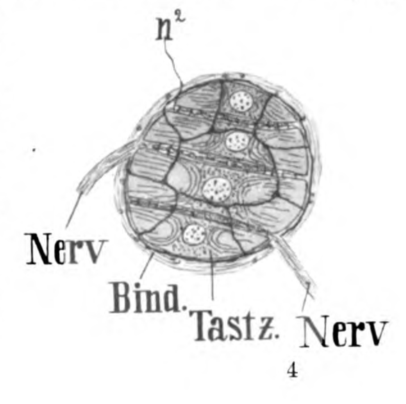


Fig. 43. Schnitt durch den Tastfleck eines jungen Krokodils, nach MAURER. *c* Cutis, *c'* Strat. corneum, *h* Kuppe des Epidermiskegels mit schwacher Verhornung, *so* Tastkörperchen, *e* Epidermis, *n* Nerv.

des Eulenschnabels vereinigen meist 2, zuweilen noch mehr (bis 7) übereinanderliegende Tastzellen innerhalb einer dünnen Kapsel (**44**). Sie sind ausgezeichnet durch eine fibrilläre Struktur des Protoplasmas (**45**). Der zentrale, den großen Kern umschließende Teil der Zelle erscheint dunkel, und die Fibrillen verlaufen hier im Bogen mit der Konvexität gegen den Kern. Der periphere Teil ist heller und zeigt die Fibrillen



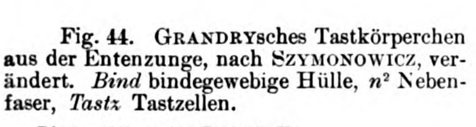


Fig. 44. GRANDRYsches Tastkörperchen aus der Entenzunge, nach SZYMONOWICZ, verändert. *Bind* bindegewebige Hülle, n^2 Nebenfaser, *Tastz* Tastzellen.

in radiärer Anordnung. Diese Fibrillen färben sich ebenso wie diejenigen der Epithelzellen, was für die ectodermale Herkunft der Tastzellen spricht; auch hängen sie wie diese durch Intercellularbrücken untereinander zusammen. Von SZYMONOWICZ wird aber der

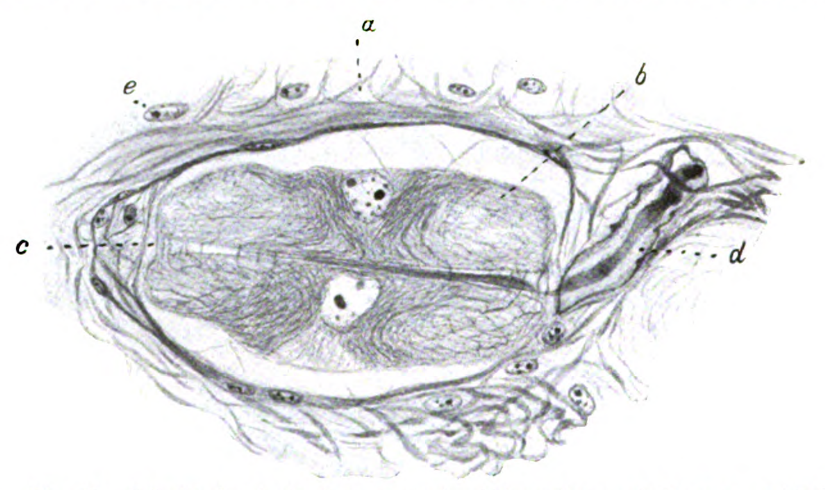


Fig. 45. Schnitt durch ein GRANDRYsches Körperchen nach NOWIK. *a* bindegewebige Kapsel, *e* deren Kerne, *b* Tastzelle, *c* Intercellularbrücken, *d* Nervenfaser.

mesodermale Ursprung betont. Die ein oder zwei Nervenfasern bilden zwischen je 2 Zellen eine fibrillärmaschige Tastscheibe (46). In den Zellen kommen NISSLsche Schollen (vgl. I, S. 44) vor. Das Gebilde wird außerdem umsponnen von dem Korbgeflecht einer Nebenfaser.

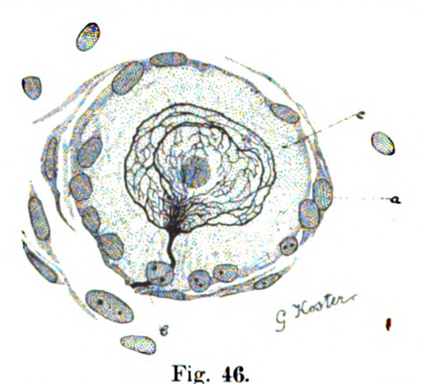


Fig. 46.

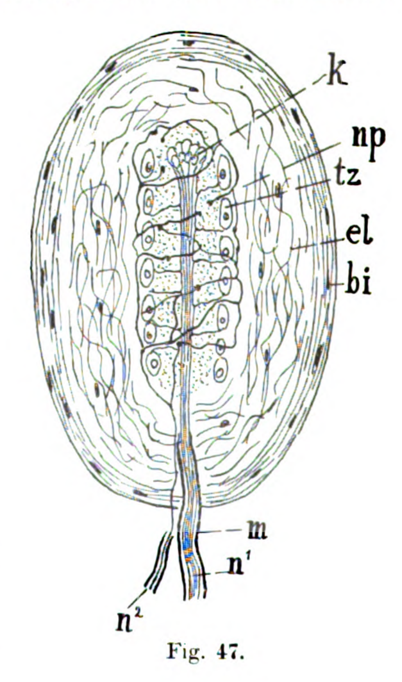


Fig. 47.

Fig. 46. Tastscheibe aus einem GRANDRYschen Körperchen der Wachshaut des Entenschnabels nach VAN DE VELDE. *a* Kerne der bindegewebigen Kapsel, *b* Achsenzylinder, *c* Tastzelle, deren Kern in der Mitte durchschimmert.

Fig. 47. HERBSTsches Körperchen aus der Entenzunge, Orig. kombiniert nach mehreren Autoren, *bi* bindegewebige Hülle, *el* Hülle aus wirren elastischen Fasern, *k* Endkolben, *m* Markscheide, n^1 Hauptfaser, n^2 Nebenfaser, *np* Neuroplasma.

Auf noch höherer Stufe stehen die **HERBSTschen Körperchen** (**47**), welche in der Haut, Zunge, Schnabelspitze, Bürzeldrüse, dem Gaumen und zwischen gewissen Muskeln der Vögel vorkommen. Bei ihnen ordnen sich die Tastzellen (*tz*) in 2 Zellreihen an der Außenwand eines zylindrischen „Innenkolbens" an, welcher aus Neuroplasma (*np*) und einer zentralen Achsenfaser besteht. Die Fibrillen derselben bilden am angeschwollenen Ende ein Geflecht und geben vorher einige kurze Seitenäste zu den Tastzellen ab. Eine Nebenfaser (n^2) bildet wieder um diese ein varicöses weitmaschiges Gitterwerk. Die dicke Hülle wird verschieden geschildert; es scheint, daß sie zum größten Teil aus einem wirren Geflecht dünner elastischer Fasern mit eingestreuten vereinzelten Bindegewebszellen sich

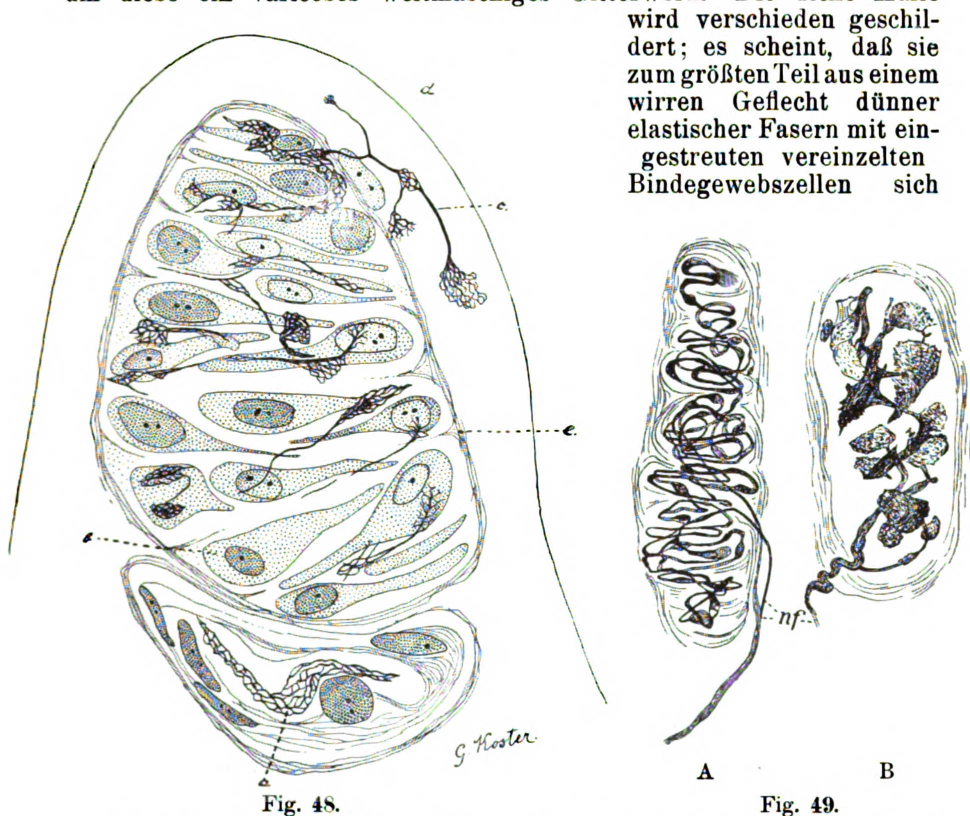


Fig. 48. Fig. 49.

Fig. 48. Längsschnitt durch ein MEISSNERsches Tastkörperchen aus der Hand des Menschen, nach VAN DE VELDE. *a* bandförmige Verbreiterung der eintretenden Achsenfaser, *b* Tastzellen, c äußere Endausläufer, *d* Epidermis, *e* bindegewebige Kapsel.

Fig. 49. MEISSNERsche Tastkörperchen nach DOGIEL. A typisch, B mit stark verbreiterten Endnetzen.

aufbaut, das nach außen von einer Schicht bindegewebiger Lamellen mit vielen Kernen umhüllt wird.

Aehnliche Apparate sind die bis jetzt nur bei Primaten beobachteten **MEISSNERschen Tastkörperchen,** welche beim Menschen durch ihre oberflächliche Lage in den Coriumpapillen der Hohlhand, der Fußsohle und der Geschlechtsorgane als wichtigste Tastapparate weit verbreitet sind (**48**, **49**). Unter einer dünnen bindegewebigen Hülle liegen zahlreiche Tastzellen in querer Anordnung, so daß ihre Hauptachse senkrecht auf derjenigen des spindelförmigen, 70—180 μ langen Körper-

chens steht. Ein oder mehrere Nervenfasern, darunter eine Haupt- und eine Nebenfaser, treten in das Organ ein und verknäueln sich nach Verlust ihrer Markscheide stark querspiralig zwischen den Zellen, an welche sie sich mit scheibenförmigen, zuweilen sehr breiten Retikularen anlehnen.

4. Die nichtlateralen Sinnesknospen der Fische. In der Haut der Fische treten vielfach Sinnesknospen auf, welche sehr an ähnliche Bildungen mancher Wirbellosen (5) erinnern. Es sind Gruppen von Sinneszellen mit Stiftchen in einschichtiger Anordnung, welche die Epidermis durchsetzen, aber zum Unterschied von den Evertebraten aus sekundären Sinneszellen sich zusammensetzen. Sehr häufig umgibt ein Mantel von Stützzellen (52) die zentralen Sinneszellen. Schon der *Amphioxus* besitzt solche Knospen in großer Zahl an den Mundcirren, dem Velum und den Velartentakeln, an denen sie als deutliche Erhebungen vorspringen, wobei es freilich noch unsicher ist, ob sie aus primären oder sekundären Sinneszellen bestehen. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher und sehe sie daher nicht als Homologa der Knospen der Cranioten an. Unter den letzteren hat man 2 Sorten zu unterscheiden, die aber morphologisch und physiologisch ineinander übergehen und oft schwer zu trennen sind: 1) die lateralen, welche zum Lateralsystem gehören, in bestimmten Längslinien auftreten, die durch den Verlauf des Facialis und Vagus bedingt werden, und „rheotaktisch“ funktionieren, d. h. die Wasserströmung beurteilen; sie liegen selten frei an der Oberfläche, sondern meist eingesenkt in Vertiefungen, Rinnen oder Kanälen. In phyletischer Hinsicht sind sie zuerst aufgetreten, finden sich schon gut ausgebildet bei Petromyzon (61) und kommen bei allen Fischen und wasserbewohnenden Amphibien vor. Durch Teilung können sich die lateralen Knospen vermehren, was häufig zu Gruppenbildung und verschleierter linearer Anordnung führt. Näheres im nächsten Abschnitt.

2) Die nichtlateralen Knospen, mit denen wir uns im folgenden beschäftigen, stehen außerhalb der Laterallinien, können aber selbst zu kurzen, geraden oder gebogenen Linien angeordnet sein. Sie gehören am Kopf zum Bereich des Trigeminus, vielleicht auch des Facialis, am Rumpf werden sie, wie es scheint, von den Spinalnerven oder auch vom R. lateralis VII versorgt. Sie liegen frei an der Oberfläche der Epidermis und sind bald nur mikroskopisch sichtbar, bald sind sie schon mit bloßem Auge als kleine Fleckchen oder Höckerchen, häufig mit zentraler Vertiefung (daher auch „Becherorgane“ genannt), wahrzunehmen. In phyletischer Beziehung halte ich sie für jüngere Bildungen, denn sie fehlen noch den Cyclostomen und Selachiern, finden sich aber bei Ganoiden und ganz besonders zahlreich bei Teleosteern, wo sie häufig in großer Zahl am Kopf, namentlich an den Lippen, Barteln und Wangen, und auf den Schuppen (I, **181**, S. 295) und Flossen auftreten. Schon aus diesem Grunde kann ich mich mit der MAURERschen Hypothese nicht befreunden, nach der die Haare der Säuger aus ihnen hervorgegangen sind (vgl. I, S. 311), denn Knochenfische und Säuger stehen in keinem phyletischen Zusammenhang; jedenfalls darf die Ubiquität der Teleosteerknospen, die auf einer Schuppe zahlreich und in verschiedenen Größen und Formen sitzen können, nicht zugunsten dieser Auffassung herangezogen werden. Die Knospen der Amphibien scheinen alle zum lateralen System zu gehören, dem sie in den Fällen einfacher Anordnung sich leicht einfügen.

Bei den Knochenfischen werden „Sinnesknospen" (51), welche nur Sinneszellen enthalten, und „Sinneshügel" (52) unterschieden, deren birnförmige zentrale Sinneszellen außen von fadenförmigen Stütz-

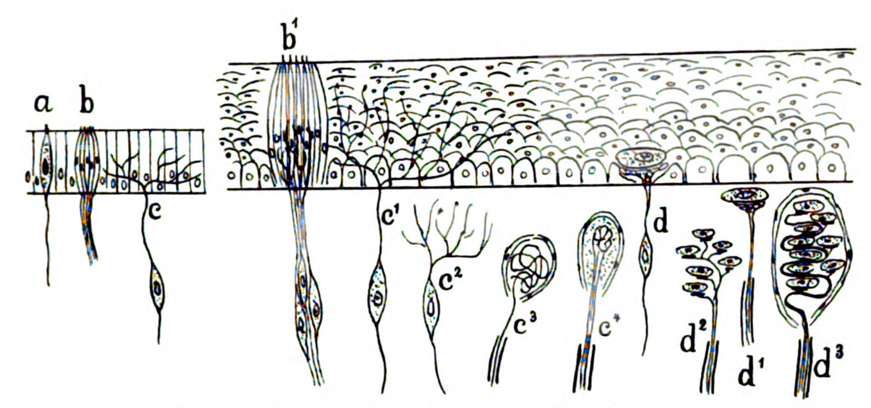


Fig. 50. Schemata der Hautsinnesorgane der Wirbeltiere. *a—c* Acranier mit primären Sinneszellen, *a* einzelne Sinneszelle, *b* Knospe, *c* freie epitheliale Nervenendigungen, b^1—d^3 Cranioten mit sekundären Sinneszellen, b^1 Knospe, c^1 freie Endigung in der Epidermis, c^2 im Corium, c^3 eingekapseltes Knäuelkörperchen (GOLGI-MAZZONI), c^4 Sinneskolben (KRAUSE), *d* epitheliale Tastzelle (MERKEL), d^1 freie subepitheliale Tastzelle, d^2 Gruppe solcher Zellen, d^3 eingekapselte Gruppe (MEISSNER).

zellen umgeben werden. Da Uebergänge zwischen den Hügeln und Knospen vorkommen, werden wir beide wegen ihrer Gestalt einfach als „Knospen" zusammenfassen. Auch von den weiter unten behandelten

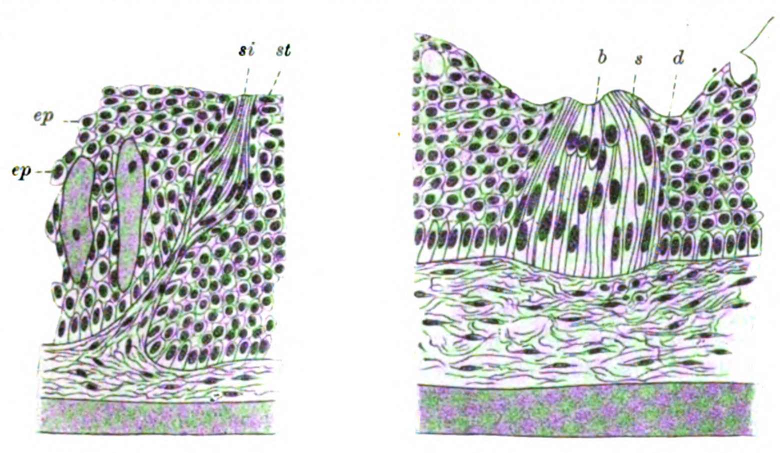


Fig. 51. Fig. 52.

Fig. 51 Sinnesknospe, Fig. 52 Sinneshügel von einer Schuppe von *Barbus fluviatilis* nach MAURER. *ep* Epidermis, *si* Sinneszellen, *st* Stützzellen, *b* birnförmige Sinneszelle, *s* Stützzellen, *d* Deckzellen.

„Endplatten" der Seitenorgane lassen sie sich histologisch nicht scharf trennen. Wahrscheinlich sind diese Epithelknospen nicht bloß taktische, sondern zum Teil auch chemische Sinnesorgane, welche der

Geschmacksempfindung dienen; wenigstens beweisen Versuche mit *Amiurus*, daß dieser Wels mit seinen Bartfäden schmecken kann und mit den Sinnesknospen des Rumpfes, die vom R. lateralis VII versorgt werden. Sie werden nämlich häufig an den Lippen, Barteln und in der Mundhöhle angetroffen und besitzen eine doppelte Art der Innervierung (**53**): eine marklos gewordene Faser (*a*) bildet ein subbasales dichtes Geflecht von Becherform (daher Cupula genannt), eine andere (*b*) dringt in die Knospe ein und umspinnt die Sinnes- und Stützzellen. Da die letztere sich auch im Epithel zwischen den Knospen ausbreitet, so dient sie vielleicht der Tast-, eventuell auch der Temperaturempfindung, während *a* die Geschmacksfaser sein könnte. Die Endknospen wären dann Wechselsinnesorgane. Wie oben erwähnt (S. 18) halte ich es für wahrscheinlicher, daß die Doppelinnervierung ein Mittel zur Reizverstärkung ist. In den abgebildeten Knospen des Störs ist nur eine Sorte von Sinneszellen gefunden worden, welche sich an der Basis spalten und ein Geflecht bilden, das sich mit dem der Cupula berührt. Ganz besonders entwickelt sind die Sinnesknospen an dem schuppenlosen Kopf des blinden *Amblyopsis spelaeus* aus der Mammuthöhle von Kentucky (**75** q), wo sie auf Querwülsten sitzen, die zu 4 undeutlichen Längsreihen angeordnet sind. Dazu kommen einige Längswülste, welche den Haupt- und den Supraorbitalkanal begleiten. Jeder Wulst erscheint gekämmt, da er eine Reihe becherförmiger Papillen trägt, aus deren Vertiefung zuweilen eine Gallertröhre herausragt. Die Innervation soll durch den Trigeminus erfolgen. Zwischen diesen Leisten sitzen noch überall winzige Epidermisfäden, die vermutlich ebenfalls sensibel sind. Die etwa 15 Querwülste des Rumpfes sind viel schwächer und folgen in ziemlich gleichen Abständen, also in metamerer Anordnung, wenngleich nicht in jedem Segment. Sie entsprechen nach ihrer Lage der mittleren Reihe von den 3 primitiven Sinneslinien. Dazu kommt eine dorsale und eine ventrale Reihe, die aber nur aus wenigen kurzen Wülsten bestehen. Die verwandten blinden Höhlenfische: *Typhlichthys subterraneus*, *Chologaster papilliferus* und *Troglichthys rosae* verhalten sich in der Anordnung der Sinneswülste ganz ähnlich, dehnen sich also auch in 3 Rumpflinien bis zum Schwanz aus; nur bei *Troglichthys* fehlt die Rückenlinie. Innerhalb der Gattung *Gobius* sind die Sinnesknospen von Art zu Art verschieden zahlreich, so daß sie gut zur systematischen Unterscheidung gebraucht werden können. Sie sind besonders zahlreich am Kopf in Längslinien (seltener Querlinien), wobei sie sich vielfach so anordnen, wie die Schleimkanäle, nämlich über und unter dem Auge und am Kiemendeckel und Unterkiefer. Einige Arten haben Lateralkanäle am Kopf, und dann treten diese Sinnesknospen an Zahl zurück, was so aufzufassen ist, daß ein Teil derselben in die Tiefe gesunken und zu Schleimkanälen geworden ist. Am Rumpfe bilden sie, wie bei *Amblyopsis*, eine Serie von kurzen Querreihen



Fig. 53. Endknospen aus der Bartel des Störs nach DOGIEL.



längs der Seitenkante oder diese dehnen sich bis zum Rücken und Bauch aus.

In der Epidermis der Mormyriden, deren eigenartigen Bau wir schon früher (I, **206**) erwähnten, kommen bei *Marcusenius* Sinnes-

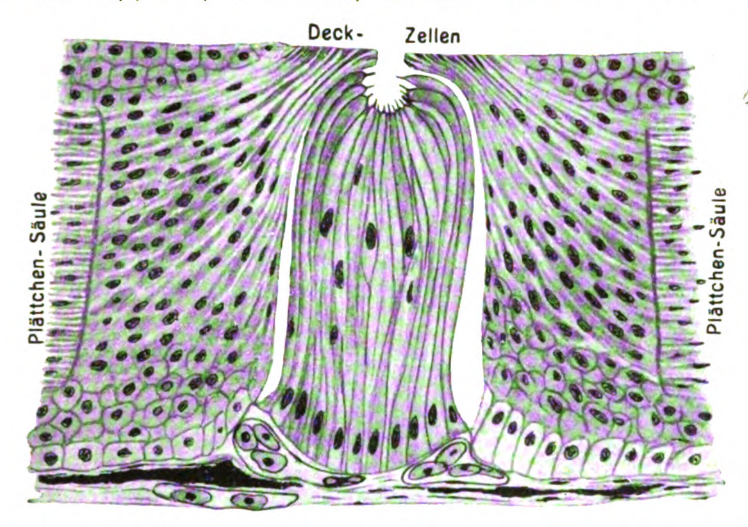


Fig. 54. Sinnesknospe der Mormyride *Marcusenius longianalis* nach FRANZ.

knospen vor, welche die ganze Epidermis durchsetzen, aber mit dem distalen Ende eine kleine Einstülpung bilden (**54**). Die Sinneszellen rücken also etwas in die Tiefe, dienen daher wohl nicht allein für taktische, sondern auch für chemische Reize. Solche Knospen liegen bei dieser Gattung vereinzelt am Kopf und Vorderkörper. Dieser Prozeß der Einwanderung erreicht bei anderen Arten einen viel höheren Grad. Bei gewissen Mormyriden (*Mormyrus, Gnathonemus, Gymnarchus*) kommen nämlich merkwürdige „Schnauzenorgane“ vor, deren Bau freilich noch sehr unklar ist, von denen aber wohl feststeht, daß es Tastapparate sind. Sie finden sich massenweise an der Unterlippe, vereinzelt auch an der Oberlippe und am Kopf dieser im Nilschlamm lebenden Fische, deren Maul bei manchen Arten zu einer langen gebogenen Schnauze ausgezogen ist. In der Tiefe der Epidermis liegen in einem Coriumbecher (**55**) ca. 80 μ lange Hohlräume, sog. Sinneskapseln, deren Epithelzellen sensibel sein müssen, denn ein riesig entwickelter, nach vorn verlaufender Ast des Nervus lateralis (Facialis?) versorgt sie mit vielen End-

Fig. 55. Schnauzenorgan von *Mormyrus caschive* nach STEUDELL.

bäumchen, die mit Knöpfchen enden. Proximal münden in die Hohlräume flaschenförmige Divertikel mit großen Drüsenzellen, woraus es erklärlich wird, daß zuweilen ein Ausführgang der Sinneskapsel beobachtet wurde und Sekret in ihr vorkommt. Es sind also gleichzeitig sekretorische Organe. Zwischen den Divertikeln sollen einzelne Sinneszellen stehen.

Die Sinnesknospen in der Haut der Amphibien gehören zum Lateralsystem und sollen weiter unten besprochen werden. Es scheint, daß sich bei vereinzelten Reptilien epitheliale Sinnesknospen erhalten haben, wenngleich die Tastzellen überwiegend ins Corium übergetreten sind. Bei *Hatteria* (**38**) liegen sie noch in der Epidermis, wenn man eine Schicht hoher Epithelzellen, welche sich deutlich unterscheidet von der umgebenden mehrschichtigen Epidermis, als Sinneszellen deutet. An der Unterlippe von *Hatteria* kommen ebensolche Tastflecke vor mit stark verdünnter Hornschicht. Darunter liegt ein

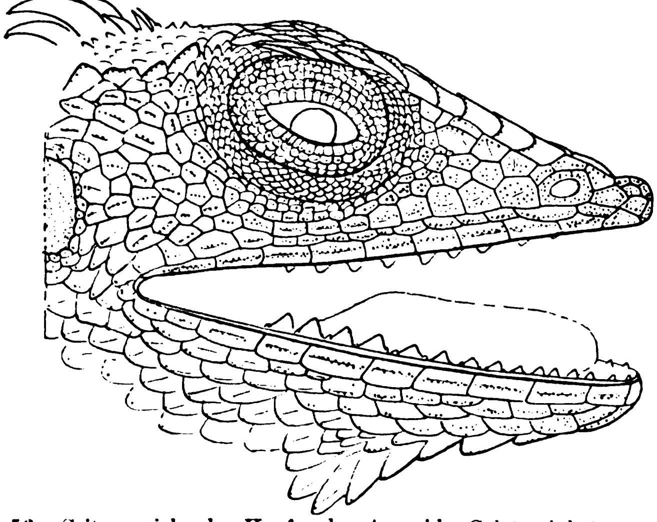


Fig. **56**. Seitenansicht des Kopfes der Agamide *Calotes jubatus* nach SCHMIDT, mit Tasthaaren, die als Punkte angedeutet sind. $^3/_1$.

kugeliger Haufen von Zellen, die wohl teils bindegewebig, teils sensibel sind. Aehnliche Bildungen sind von *Tarentola*, *Uroplatus* und *Coluber* beschrieben worden, da sie aber mit Härchen oder Borsten bedeckt sind, seien sie im folgenden Abschnitt geschildert.

5. Tasthaare kommen auf den Schuppen von vielen Agamiden (*Calotes*, *Agama* u. a.), einigen Iguaniden (*Hoplurus*, *Anolis*) und Geckonen (*Geckolepis*, *Tarentola*, *Hemidactylus*) vor, während sie den meisten Vertretern der beiden letzten Eidechsenfamilien zu fehlen scheinen. Sie sind von größtem phylogenetischen Interesse, weil die Haare der Säuger, welche ebenfalls Tastapparate sind, sehr wahrscheinlich aus ihnen hervorgegangen sind, wie I, S. 310 geschildert wurde. Sie kommen fast auf allen Schuppen vor, besonders reichlich am Kopfe (**56**), zuweilen nur in Einzahl und dann besonders an der Hinterspitze, häufig aber in größerer Zahl (bis über 30) auf der Kiellinie oder längs des Randes. Die Härchen sitzen in einer Vertiefung der Hornschicht auf der Mitte eines dünnen runden Deckels (**57**) von etwa 50 μ Durchmesser. Ihre Länge

ist sehr verschieden; sie sind klein bei Geckonen (*Tarentola* 20 μ, *Geckolepis* 60 μ), während sie bei Agamiden durchschnittlich 50 μ messen, aber an den Kammschuppen von *Calotes* 240 μ erreichen. Die Tastborsten sind solid, pigmenthaltig und die Anordnung der Pigmentkörner verrät eine ursprünglich zellige Struktur, was durch die Ontogenie (58) bestätigt wird. Der Deckel besteht fast nur aus Elementen der lockeren Hornschicht (57 *l. H.*). Unter ihm sitzen die hohen Sinneszellen mit längskörnigem Plasma und cilienartigen Ausläufern, die von Basalkörnern ausgehen und jedenfalls nicht den I, S. 228 erwähnten Häutungshaaren entsprechen, sondern wohl ein Hilfsmittel zur Erhöhung der Empfind-

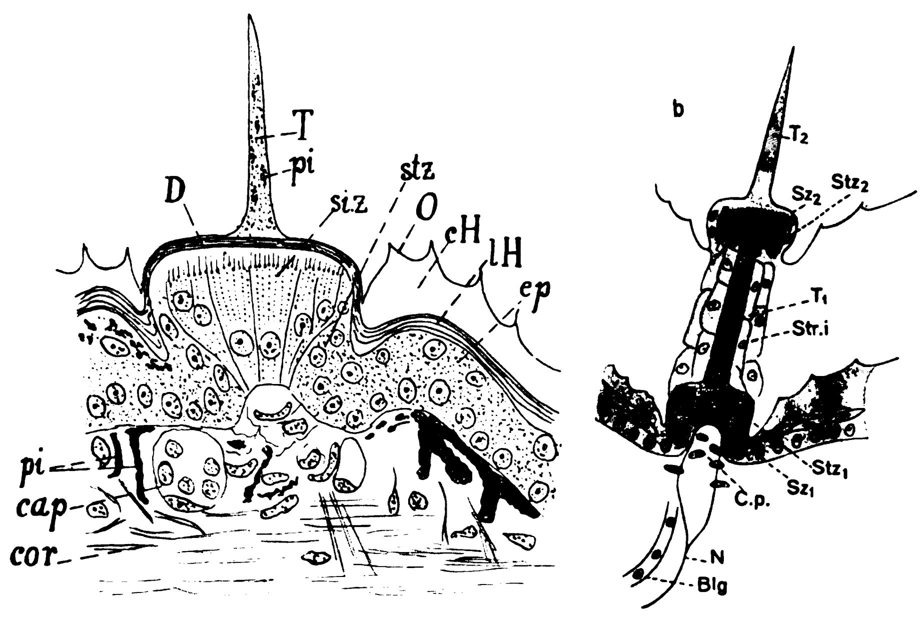


Fig. 57. Fig. 58.

Fig. 57. Medianschnitt durch das Tasthaar der Agamide *Otocryptis bivittata* nach Preiss. $^{920}/_{1}$. *cap* Kapillar, *cH* kompakte Hornschicht, *cor* Corium, *D* Deckel, *ep* Epidermis, *lH* lockere Hornschicht, *O* Oberhäutchen, *pi* Pigment, *si.z* Sinneszelle, *T* Tasthaar.

Fig. 58. Schnitt durch ein in Häutung befindliches Tasthaar von *Calotes versicolor* nach Preiss, schematisch. Die Teile, welche abgeworfen werden, sind mit *2*, die neuen mit *1* bezeichnet. *Blg* Blutgefäß, *Cp* Cutispapille, *N* Nerv, *Str.i* Stratum intermedium der alten Epidermis, welche abgeworfen wird. Es sind nur die Zellen neben dem jungen Haar gezeichnet. *Stz* Stützzellen, *Sz* Sinneszellen, *T* Tasthaar.

lichkeit darstellen. Ich denke mir, daß sie eine Flüssigkeit zwischen Deckel und Sinneszellen ausscheiden, wodurch jeder Druck auf alle Zellen übertragen wird. Die Innervierung der letzteren ist noch unbekannt, doch können zarte Fäden in der Coriumpapille als ein nervöses Flechtwerk gedeutet werden. Diese enthält außerdem Blutkapillaren, Pigment- und Bindegewebszellen, aber keine Tastzellen. Bei der Häutung (58) entsteht ein neues Sinnesorgan durch Wucherung der Basalmatrix und das alte wird abgehoben, wobei das neue Tasthaar (T_1) vorübergehend die Verbindung zwischen beiden Organen vermittelt. Wie es gebildet wird, ist noch zweifelhaft, doch beweisen Kerne, daß es aus verhornten Zellen hervorgeht. Diese könnten von

den alten Sinneszellen (Sz_2) oder von den jungen (Sz_1) oder von deren Stützzellen (Stz_1) oder von den benachbarten Zellen des alten Epithels (*Str.i*) sich ableiten. Die letztere Möglichkeit erscheint ausgeschlossen, da das junge Haar sich durch eine scharfe Linie gegen *Str.i* abgrenzt; ebenso ist es unwahrscheinlich, daß die alten Sinneszellen bei der Abstoßung einer solchen Umwandlung fähig sein sollten. Nach dem Studium der PREISSschen Präparate scheint es mir aus Stützzellen der neuen Sinnesknospe sich aufzubauen, indem diese wuchern, nach außen wandern und dabei verhornen, wie ja auch die Stützzellen der Sinnesknospen der Amphibien beim Uebergang zum Landleben (**84**) verhornen. Die Verhornung ist an der Oberfläche des Tasthaars am intensivsten, wodurch eine zarte Oberhaut gebildet wird. Eine Sonderung in Mark und Rinde, wie bei den Haaren der Säuger, erfolgt nicht. Auf die Haare der Säuger gehe

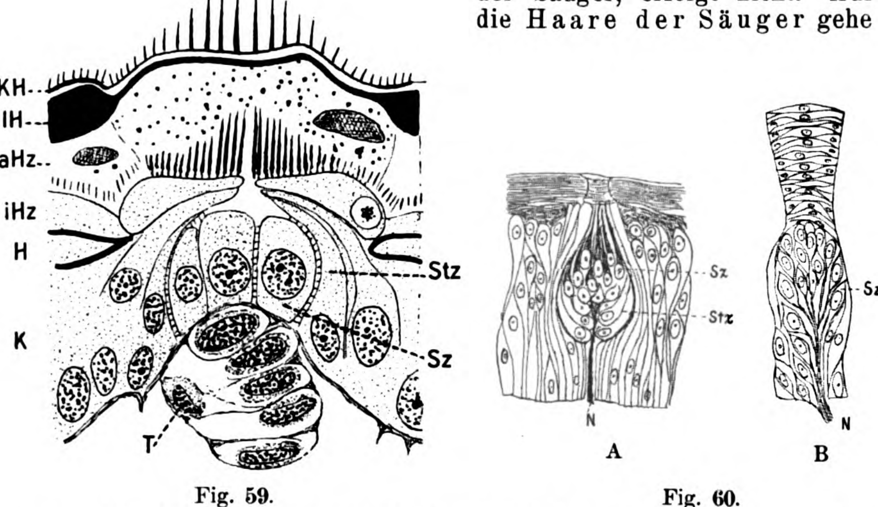


Fig. 59. Fig. 60.

Fig. 59. Hautsinnesorgan von *Uroplatus fimbriatus* nach SCHMIDT, auf dem Stadium der Häutung. *KH* kompakte, *lH* lockere Hornschicht, *aHz*, *iHz* äußere, innere Häutungszellen, *H* in Bildung begriffene Hornschicht der neuen Epidermis, *K* Keimschicht derselben, *Sz* Sinneszelle, *T* Tasthaar. $^{1360}/_1$.

Fig. 60. Hautsinnesorgan von *Coluber viridiflavus* nach TODARO. A in Ruhe, B in der Häutung.

ich hier nicht ein, da wir ihren Bau und ihre Innervierung schon 1, S. 292 ff. geschildert haben.

Von dem den Geckonen nahestehenden *Uroplatus fimbriatus* (**59**) hat SCHMIDT Tastorgane beschrieben, die, wie es scheint, einen anderen Typus darstellen, denn die Borsten gehen aus den Häutungshaaren hervor und in der Coriumpapille liegen Tastzellen. Sollten die letzteren wirklich vorhanden sein, so würde ich den Apparat den Tastflecken der Krokodile (**43**) an die Seite stellen, denn die Härchen erscheinen viel zu klein, um als Stimulatoren wirken zu können. Die TODAROschen Sinnesknospen (**60**) aus der Haut von *Coluber viridiflavus* bedürfen noch der Nachuntersuchung. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die Sinneszellen sich in verhornte Spitzen ausziehen, die nicht frei hervorragen. Nach diesen Abbildungen kann man kaum bezweifeln, daß hier epidermale Sinnesknospen vorliegen. Während der Häutung (**60**, rechts) soll die Verbindung der Zellen mit einem Nerven deutlich

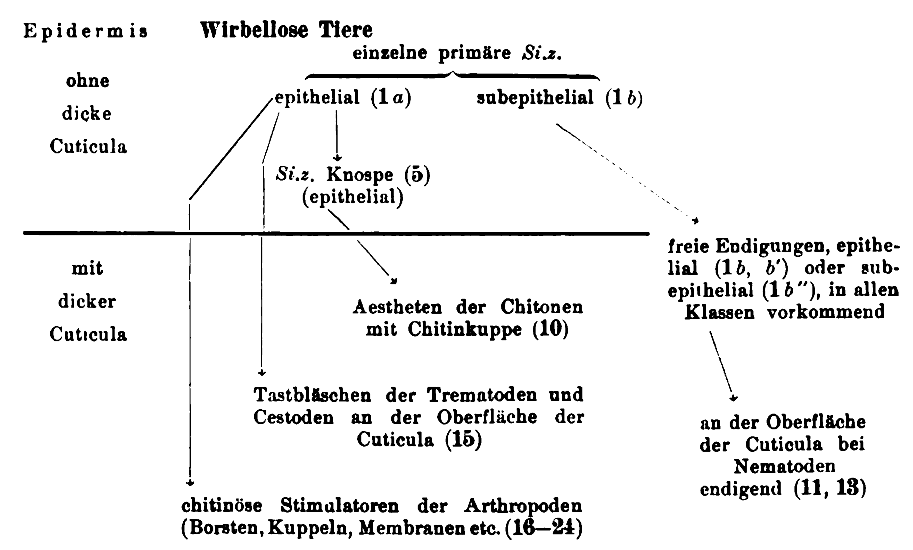
sichtbar sein. Ebenso spricht die Abbildung, welche SCHMIDT von der Eidechse *Voeltzkowia mira* gegeben hat, sehr für die epidermale Natur des Hautsinnesorgans.

C. Uebersicht und Phylogenie der Hautsinnesorgane.

Die geschilderten Organe sind von solcher Verschiedenartigkeit, daß sich das Bedürfnis nach einer Uebersicht von allgemeinen Gesichtspunkten aus ergibt. Als wichtigstes Ergebnis ist festzustellen, daß sie in ihrem Bau in erster Linie abhängen von der Beschaffenheit der Epidermis. Da diese bei Wirbellosen einschichtig, bei Wirbeltieren vielschichtig ist, finden sich durchgreifende Unterschiede, wobei sich der *Amphioxus* in vieler Beziehung noch wie ein Evertebrat verhält: nur die Wirbellosen und der *Amphioxus* haben einzelstehende epidermale Sinneszellen. Sobald die Epidermis infolge zunehmender Körpergröße vielschichtig wird, können sich diese zarten Zellen einzeln nicht mehr halten. Sie verschwinden, weil sie sonst durch die Zellanordnung zickzackförmig geknickt würden. Ferner hängen die Tastorgane sehr davon ab, ob eine derbe Cuticula bzw. ein dickes Stratum corneum vorhanden ist oder nicht. Eine solche feste Außenschicht macht die Existenz von Sinneszellen, die in ein rezeptorisches, frei hervorragendes Stiftchen oder Härchen auslaufen, unmöglich. Sie durchbohren daher entweder die Cuticula und endigen frei dicht unter der Oberfläche (**11**, **13**, **15**), oder die Chitin- oder Hornschicht nimmt eine besondere Form an, so daß sie als Stimulator dienen kann. Am häufigsten wird sie zur Borste bzw. zum Haar (**23** *h*, **57** *T*), aber in vielen Fällen springt sie als kurzer Kegel oder Zapfen (**23** *z*) oder als rundliche Kuppe (**21**, **22**) weniger weit nach außen vor, bis sie schließlich als dünne Membran oder Porenplatte (**25** *D, PorPl*) durch ihre Dehnungsfähigkeit den Reiz überträgt. Als dritter allgemeiner Gesichtspunkt ergibt sich die Neigung der Sinneszellen, aus der Epidermis in die Tiefe zu wandern (**4**, **24** *sz*, **43** *so*), wodurch sie in eine geschütztere Lage kommen und bei Häutungen (Arthropoden, Reptilien) oder anderen Wachstumsprozessen der Epidermis nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Bei dieser Verlagerung ins Corium kann die Sinneszelle entweder durch einen distalen Fortsatz in Zusammenhang bleiben mit der Epidermis (**1** *b*, *b*¹), woraus sich die reien epithelialen Nervenendigungen ergeben, oder sie gibt diesen Zusammenhang auf und wird vollkommen subepithelial (**43**). Es ist klar, daß sie im ersteren Falle den Charakter einer bipolaren Ganglienzelle annimmt.

Der phyletische Entwicklungsweg der Hautsinnesorgane ist in seinen Grundzügen leicht festzustellen, da es sich um verhältnismäßig einfache Bildungen handelt; eine gewisse Schwierigkeit besteht nur bei der Ableitung der sekundären Sinneszellen der Vertebraten aus den primären der Wirbellosen. Die folgenden 2 Stammbäume (s. S. 60 u. 61) werden das Verständnis erleichtern (*Siz* = Sinneszelle).

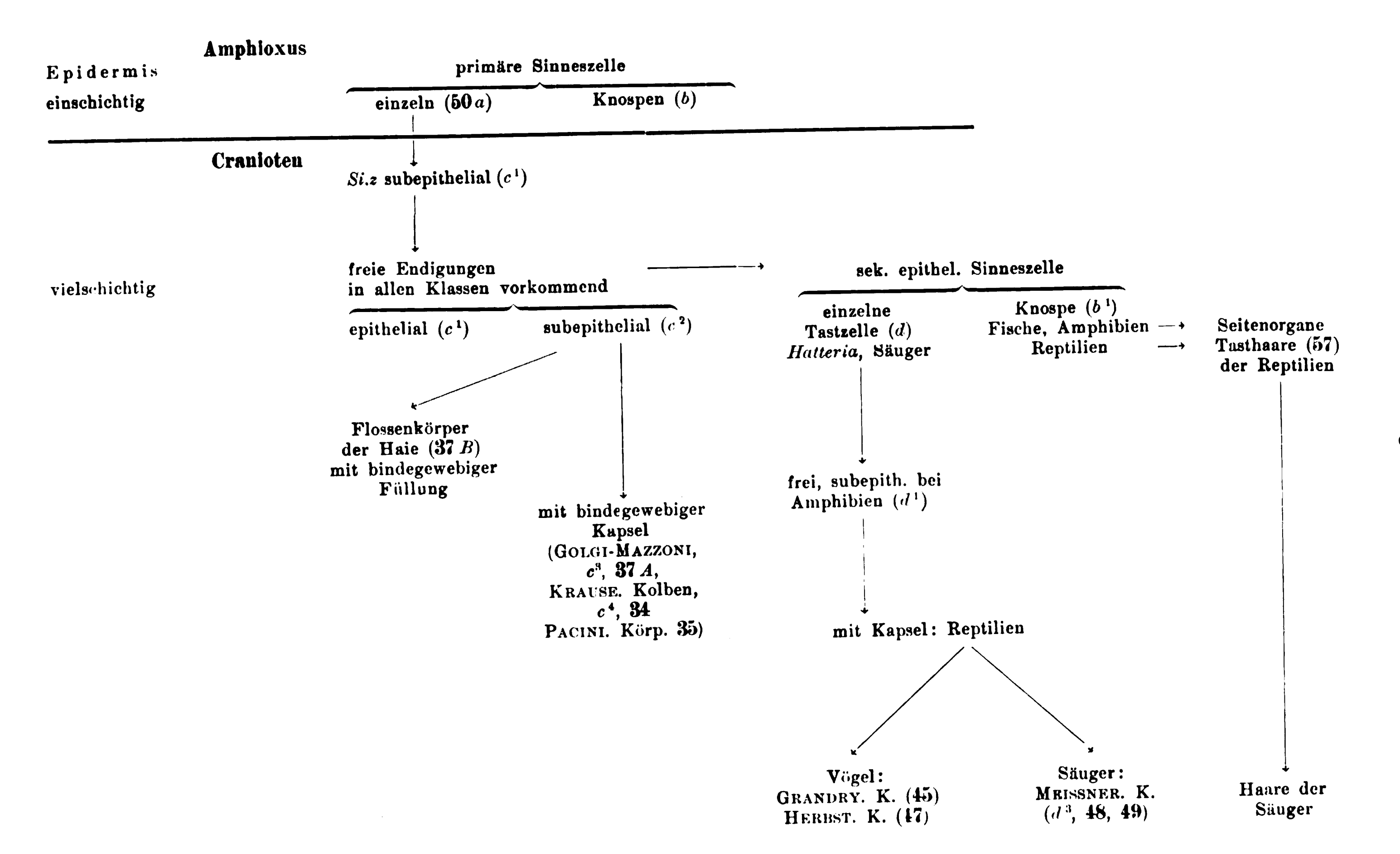
Wirbeltiere. Die pelagischen tunicatenähnlichen Stammformen der Wirbeltiere, die Prächordaten (vgl. I, S. 488) hatten noch die Hautsinnesorgane der Wirbellosen: isolierte primäre Sinneszellen (**50** *a*), aus diesen hervorgegangene freie epitheliale Nervenendigungen (*c*) und vielleicht auch Sinnesknospen. Als die Tiere größer wurden, hatten sie eine dickere Epidermis nötig, d. h. dieselbe wurde vielschichtig, was, wie gesagt, zur Rückbildung der Sinneszellen führte. Es erhielten



sich aber die intraepithelialen freien Ausläufer (c^1), und indem diese sich besonders eng an einzelne Zellen anschmiegten, entstanden die Merkelschen Tastzellen (d). Daß diese meist basal liegen, erklärt sich daraus, daß die freien Endigungen hier besonders reichlich entwickelt und die Zellen groß, noch nicht abgeplattet, sind. Der fundamentale Gegensatz zwischen den primären Tastzellen der Wirbellosen (a) und den sekundären der Wirbeltiere (d) wird durch diese Betrachtungsweise verständlich. Die Sinnesknospen sind spezielle Anpassungen, die z. B. beim *Amphioxus* nur auf den Cirren und Tentakeln sitzen. Man wird daher annehmen dürfen, daß sie als Neuerwerbungen bei den Fischen auftraten durch Auswachsen von Matrixzellen an exponierten Körperstellen und daß sie von vornherein sekundäre Sinneszellen hatten (b^1). Will man sie auf primäre Knospen (b) zurückführen, so sei auf den früher erwähnten Gedanken (s. S. 14) verwiesen, nach dem zuerst gleichzeitig beide Innervierungsarten vorhanden waren und die primäre sich später rückbildete. Die übrigen phyletischen Stadien sind aus dem Schema leicht verständlich und verlaufen nach zwei Richtungen, ohne oder mit Tastzellen. Fig. 50 c^2 zeigt die freie coriale Endverzweigung, welche baum-, netz- oder knäuelförmig sein kann und c^3 und c^4 die höhere Stufe mit bindegewebiger Kapsel. Die corialen Tastzellen liegen zuerst vereinzelt (d^1), dann in freien Gruppen (d^2), endlich ebenfalls in einer Hülle (d^3). So ergibt sich der folgende Stammbaum (s. S. 61; Einzelbuchstaben beziehen sich auf **50**):

Die folgende Tabelle (S. 62/63) zeigt sehr deutlich, wie mit steigender Organisationshöhe die Zahl der Hautsinnesorgane zunimmt, bis schließlich der Mensch mit der empfindungsreichsten Körperoberfläche die Krone der Schöpfung bildet. Wie schon I, S. 307 betont wurde, hängt die Haararmut der Primaten und besonders des Menschen mit dieser gesteigerten Hautempfindlichkeit zusammen; diese würde sich nicht haben entwickeln können bei einem dichten Haarpelz. Die Liste läßt gut erkennen, wie bei den Landformen, von den Reptilien an, infolge der Anwesenheit eines Stratum corneum der Schwerpunkt auf die extraepithelialen Bildungen mit bindegewebiger Hülle verlegt wird, die aber bei den Reptilien noch sehr zart bleibt.




Amphioxus
Epidermis
einschichtig
primäre Sinneszelle
einzeln (50 a)
Knospen (b)
Cranioten
Siz subepithelial (c 1)
vielschichtig
freie Endigungen
in allen Klassen vorkommend
epithelial (c 1)
subepithelial (c 2)
Flossenkörper
der Haie (37 B)
mit bindegewebiger
Füllung
mit bindegewebiger
Kapsel
(Golgi-Mazzoni,
c 3, 37 A,
Krause. Kolben,
c 4, 34
Pacini. Körp. 35)
sek. epithel. Sinneszelle
einzelne
Tastzelle (d)
Hatteria, Säuger
Knospe (b 1)
Fische, Amphibien
Reptilien
Seitenorgane
Tasthaare (57)
der Reptilien
frei, subepith. bei
Amphibien (d 1)
mit Kapsel: Reptilien
Vögel:
Grandry. K. (45)
Herbst. K. (47)
Säuger:
Meissner. K.
(d 3, 48, 49)
Haare der
Säuger

Verteilung der Hautsinnesorgane

	einzelne Sinneszellen	epitheliale Knospen	freie Nervenendigungen		
			intraepith.	extraepithelial	
				ohne Kapsel	mit Kapsel
Amphioxus	+	+	+	+	
Selachier, und Fische, Amphibien	Batrachierlarven?	+ + +	+ + +	+ + +	Flossen-Körp.
Reptilien		Acrochordus ohne Tasthaare. Agamiden etc. mit Tasthaaren	+	+	
Vögel			+	+	
Säuger			Haut, Wurzelsch. d. Haare	Netze, Bäumchen, Knäuel (RUFFINI)	KRAUSE. K. PACINI. K. GOLGI-MAZZ. K. Genitalk.

III. Kapitel.

Die Seitenorgane.

Zu den mechanisch reizbaren Sinnesorganen gehören die sog. Seitenorgane der im Wasser lebenden niederen Wirbeltiere (Ichthyopsiden). Sie werden so genannt, weil ihr besonders auffälliger Teil die sog. Seitenlinie der Fische ist, welche von der Kiemenregion bis zum Schwanz ungefähr in der Mitte der Körperseite (75) verläuft, um sich nach vorn auf den Kopf und zuweilen auch auf die Flossen fortzusetzen. Es handelt sich um eine ganze Anzahl von freien oder eingesenkten Sinneshügeln der Epidermis, welche von mehreren Gehirnnerven versorgt werden. Schon hieraus geht hervor, daß diese Endorgane keine einheitliche Bildung sind, sondern sich allmählich aus der allgemeinen Sensibilität der Haut entwickelt haben. Ueber ihr phyletisches Verhältnis zu den nichtlateralen Knospen s. S. 52. Ich nehme an, daß die lateralen Knospen bei ihrem ersten Auftreten nicht bloß rheotaktisch, sondern allgemein taktil waren. Erst nach erfolgter Einsenkung wurden sie auf die Wahrnehmung der Wasserströmungen beschränkt. Da die Seitenorgane trotz aller Unterschiede, welche häufig schon bei nahe verwandten Arten beobachtet werden, doch eine große Aehnlichkeit zeigen, so müssen sie uralte, von den Stammformen der

bei Wirbeltieren.

Endigungen mit Tastzellen			Tasthaare
intraepithelial	extraepithelial		
	ohne Kapsel	mit Kapsel	
?	+		
Hatteria	Schlangen, Schildkröten	Krokodile	Agamiden, Iguaniden, Geckonen
	+	GRANDRY. K. HERBST. K.	
Epidermis, Wurzelscheide d. Haare	Centetes	MEISSNER. K. bei Primaten, Mensch	+

Cranioten erworbene Bildungen sein. Sie fehlen noch beim *Amphioxus*. Das Gemeinsame ist, daß die Sinneshügel in Längslinien auftreten, und zwar in einer (ursprünglich in drei) über den Rumpf bis zum Schwanz laufenden Seiten- oder Rumpflinie, welche auf den Kopf übertritt (sog. Hauptkanal des Kopfes) und sich dann spaltet in 3 Kopflinien, eine supraorbitale, eine suborbitale und eine mandibulare, welch letztere häufig noch einen Hyoid- oder Opercularast nach hinten abgibt (**62**, **63**, **64**, **72**). Die Rumpflinie wird stets vom Ramus lateralis Vagi versorgt, während an die Kopflinien die Aeste des Facialis (**63**, rot) und auf eine kurze Strecke der Glossopharyngeus herantreten. Bei Teleosteern kann anscheinend auch der Trigeminus sich an ihrer Innervierung beteiligen (s. I. S. 585, **555** *w*). Wird der R. lateralis durchschnitten, so degenerieren die Sinnesknospen, entstehen aber wieder aufs neue, wenn ein neuer Nerv die Haut erreicht hat (bei *Amiurus* nach 56 Tagen). Die Anordnung der Sinnesknospen der Seitenorgane ist am Kopf nicht-metamer. Hingegen zeigen sie eine mehr oder weniger segmentale Lagerung in der Kiemenregion der Cyclostomen (**61**), in der Rumpflinie der Ganoiden (**69**) und der Knochenfische, bei denen unter jeder Schuppe ein Sinnesorgan liegt (ebenso bei manchen schuppenlosen Arten [**75** i, *dl*, vl^2]), endlich auch bei manchen Amphibien (**82**), so daß die Annahme berechtigt ist, daß sich hierin ein ursprüngliches Merkmal kundgibt, das am Kopf verwischt wurde, wie ja auch die Gehirnnerven nicht mehr die Metamerie der Spinalnerven besitzen.

Neben den in Längsreihen stehenden Sinneshügeln der linearen Seitenorgane kommen sehr häufig andere in weniger regelmäßiger oder in regelloser Gruppierung vor, welche wir als „zerstreute Seitenorgane" zusammenfassen wollen. Es gehören hierhin: **1)** die **„Grubenorgane"** (*pit organs*) oder **„Spaltpapillen"** der Ganoiden, Teleosteer

(**79**) und einiger Selachier (**66**), welche nur wenig eingesenkt sind, und meist sich zu Linien anordnen, welche die Seitenkanäle begleiten und wohl durch Teilung aus deren Sinnesknospen hervorgehen. Ein scharfer Gegensatz zwischen den linearen und zerstreuten Organen existiert also nicht, und er verwischt sich ganz, wenn nur freie Knospen vorhanden sind. Man kann aber alle Sinnesknospen als „zerstreute" ansehen, welche nicht in den oben genannten Linien liegen; **2)** die tief unter der Haut eingestülpten **Ampullen** der Selachier; **3)** die geschlossen unter der Haut liegenden **Savischen Bläschen** von *Torpedo*.

Auf einer primitiven Stufe liegen die Hügel der Rumpflinie und der Kopflinien frei an der Oberfläche der Haut, während sie auf einer höheren, um besser geschützt zu sein, in die Tiefe der Haut oder unter die Schuppen und in die Knochen des Kopfes hineinwandern. Dieser phyletische Prozeß entwickelt sich in den verschiedenen systematischen Abteilungen verschieden rasch; es lassen sich an den jetzt lebenden Fischen folgende Etappen beobachten:

I. freie Sinneshügel (**71**), die auch häufig mehr oder weniger eingesenkt sind. Nicht selten sitzen sie einzeln oder zu mehreren in einer schlitzförmigen Vertiefung der Epidermis und werden dann als „Spaltpapillen" bezeichnet. Sie stehen meist reihenweise hintereinander (**75** i, *dl*, vl^1, vl^2).

II. Sinneshügel in offenen Epidermisrinnen (**64**), von denen anzunehmen ist, daß sie phyletisch aus der Verschmelzung solcher Spalten entstanden sind.

III. Sinneshügel in geschlossenen Kanälen, die mit Schleim gefüllt sind und sich durch Poren oder Röhrchen nach außen öffnen. Sie liegen zuerst subepithelial und nach außen von den Schuppen oder dem Knorpelcranium bzw. den Schädelknochen.

IV. wie III, aber die Kanäle liegen noch tiefer im Corium und durchbohren an der Rumpflinie die Schuppen (**69**) und am Schädel die Knochen. Sehr häufig verkalkt das umgebende Bindegewebe zu röhrenförmigen Knöchelchen. Bei *Esox* legt sich die Rumpflinie in Ausschnitte des hinteren Schuppenrandes.

Dieser Prozeß der Einwanderung in die Lederhaut beginnt am Kopfe und wandert kaudalwärts, weshalb in der folgenden Uebersicht (s. S. 65) der Rumpfkanal (RK) vielfach primitiver ist als die Kopfkanäle (KK).

In der Ontogenie liegen alle Sinneshügel zuerst an der Oberfläche und rücken erst später in die Tiefe. Die verschiedenen Körperregionen sind zuweilen ungleich ausgebildet, da der Prozeß, wie angedeutet, von vorn nach hinten fortschreitet. *Leptocephalus brevirostris* hat z. B. nur freie Knospen, während der Jungaal am Kopf und am Rumpf bis zur Brustflosse geschlossene Kanäle, dahinter freie Knospen besitzt. Beim erwachsenen Aal ist die ganze Rumpflinie geschlossen. *Lepidogaster* (**75** i) hat desgleichen am Kopf Kanäle, am Rumpf freie Knospen, von denen einige auch am Kopfe sitzen. Die 4 Kopfkanäle sind noch nicht verwachsen, was ich für einen primitiven Zustand halte, der aber in diesem Falle auf sekundärer ontogenetischer Hemmung beruht. *Batrachus tau* verhält sich ganz ähnlich: 4 getrennte Kopfkanäle, die in freie Knospen auslaufen, und am Rumpfe 3 Reihen der letzteren. Innerhalb der Gattung *Gobius* haben einige Arten Kopfkanäle, die meisten



Laterale Sinneshügel.

	I. frei oder eingesenkt	II. in offenen Hautrinnen	III. in Kanälen außerhalb der Schuppen und des Schädels	IV. in Kanälen, welche Schuppen und Schädelknochen durchbohren
Cyclostomen	Kopf und Rumpf (61)			—
Holocephalen	—	*Chimaera* (64)	*Callorhynchus*	—
Chlamydoselachus	—	RK	KK	—
übrige Selachier	—	Heptanchus hinter der Pectoralis, *Acanthias* a. Schwanz	RK, KK	—
Ganoiden	—	—	Polyodon (RK, KK)	RK, KK (69) der übrig. Ganoiden
Teleosteer: Rumpflinie	Gobiiden, *Cobitis*, *Gasterosteus*, *Lophius* (74), *Lepadogaster* (75 i) z. T., Jungfische (*Leptocephalus*), *Batrachus tau*	Tiefseearten: *Cottus bathybius*, *Liparis micropus*, *Lycodes muraena* u.a.	*Amiurus*	Mehrzahl der Knochenfische
Teleosteer: Kopflinien	*Lophius*, *Gasterosteus*, *Lepadogaster* zum Teil, *Batrachus tau* zum Teil	—	—	dgl.
Dipnoer	RK	—	—	KK
Lepidosiren	—	—	—	—
Protopterus	—	—	—	—
Ceratodus	—	—	—	RK, KK
Amphibien	überall (80, 84)	—	—	—

nur zahlreiche freie Knospen. Ausnahmen von der Regel, daß der Kopf in der phyletischen Entwicklung vorangeht, kommen vor. So hat der Stichling nur einen kurzen Kanal am Rumpfe, während am Kopf und Schwanz die Sinneshügel frei liegen. Auch an den zerstreuten Sinneshügeln läßt sich dieselbe phyletische Erscheinung feststellen. Die Grubenorgane der Ganoiden, Teleosteer und einiger Selachier liegen meist frei in der Epidermis (66); in den Lorenzinischen Ampullen der Selachier (67) sind sie unter die Haut gerückt, münden aber durch einen Kanal nach außen, während die Savischen Bläschen von Torpedo vollständig von der Außenwelt abgeschlossen im Corium liegen.

Bezüglich der Funktion der Seitenorgane galt seit langer Zeit die Auffassung, daß die mit Schleim gefüllten Kanäle die schlüpfrige Oberfläche der Fischhaut bedingten; man nannte sie daher Schleimkanäle. Durch die Feststellung ihrer Sinnesorgane und ihres Nervenreichtums und der Schleimzellen der Epidermis wurde diese Ansicht widerlegt. Man schreibt ihnen jetzt die Aufgabe zu, die Richtung und Stärke des fließenden Wassers wahrzunehmen, da sie nur bei Fischen und wasserbewohnenden Amphibien vorkommen, und außerdem eine allgemeine Erfahrung lehrt, daß Fische für die Wasserströmung sehr empfindlich sind und sich in der Regel mit dem Kopf gegen sie ein-



stellen. Sie merken auch durch die reflektierten Wellen, wenn sie sich im Dunkeln einem Gegenstande nähern. Diese Auffassung wurde durch ein Experiment HOFERS bestätigt, wonach der Hecht nicht mehr auf einen feinen, gegen seine Flanke gerichteten Wasserstrahl durch Spreizen der Rückenflosse oder Fortschwimmen reagiert, wenn der R. lateralis durchschnitten wird. Wahrscheinlich werden die Stäbchen der Sinneszellen dadurch gereizt, daß das strömende Wasser auf den Schleim im Seitenkanal einen Druck ausübt. Die Empfindlichkeit der Seitenorgane scheint freilich bei verschiedenen Arten sehr zu differieren, denn PARKER konnte bei marinen Knochenfischen und Selachiern keine Reaktion derselben auf Wasserströmung und Wasserdruck und auch nicht auf Schall, Licht, Hitze und andere Reize feststellen. Durch Wind oder fallende Körper an der Oberfläche hervorgerufene Wellen wurden hingegen von jenen Fischen durch die Seitenorgane wahrgenommen und trieben sie gegen den Boden. Also auch hieraus folgt, daß die Seitenorgane die Bewegung des Wassers empfinden, wenn diese von niedriger Frequenz (6 Wellen in der Sekunde) sind. Derselbe Forscher konnte durch Druck auf die Seitenlinie eine Verlangsamung der Atembewegungen hervorrufen, so daß möglicherweise diese Organe auch zur Regulation der Atmung dienen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß bei diesen Versuchen Hauttastorgane oder das Labyrinth mitgereizt wurden und daß sich hieraus die Beeinflussung der Atmung erklärt.

Cyclostomen. Während bei *Myxine* Seitenorgane noch nicht beobachtet wurden, liegen sie bei *Bdellostoma* jederseits am Kopf (**61** D) in einer vorderen seitlichen und einer hinteren dorsalen Gruppe von kurzen tiefen Epidermisspalten, welche am Boden mit Sinneszellen ausgerüstet sind. Die Hohlräume in der Epidermis neben den Sinneszellen, welche beschrieben worden sind, halte ich für Kunstprodukte.

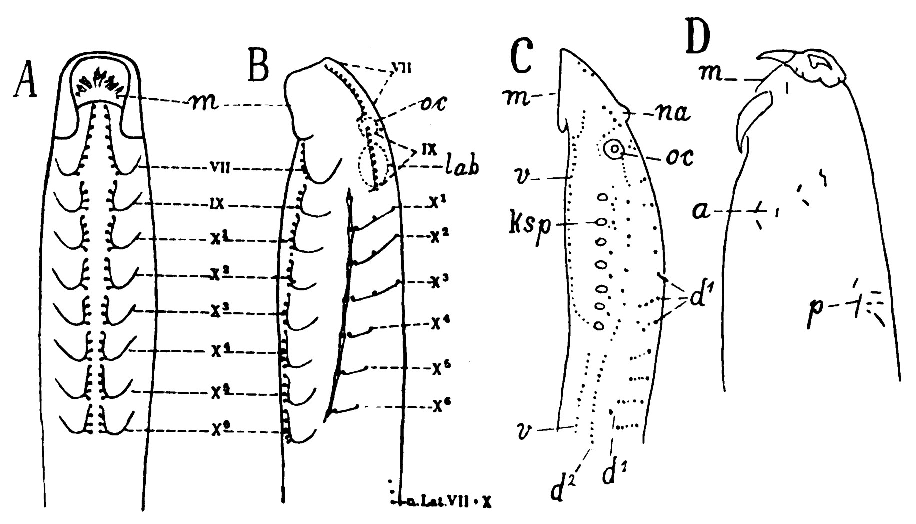


Fig. **61.** A, B Sinnesgruben von *Ammocoetes*, Kiemenregion, nach ALCOCK. *VII* Facialis, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagusäste. C von *Petromyzon fluviatilis* nach MERKER, verändert. D von *Bdellostoma Dombeyi* nach AYERS. *a* vordere, *p* hintere Gruppe, d^1, d^2 dorsale, *v* ventrale Linien, *lab* Labyrinth, *ksp* Kiemenspalten, *m* Mund, *na* Nase, *oc* Auge.

Es ist nicht bekannt, welche Nerven hier enden, aber vermutlich sind es der Facialis und der Glossopharyngeus. Eine Rumpflinie ist nicht vorhanden, was in dem Fehlen eines R. lateralis vagi seine Erklärung findet. Bei den Petromyzonten dehnen sich die Organe über den ganzen Körper aus als kleine mit einschichtigem Epithel ausgekleidete Gruben, welche in der vielschichtigen Epidermis liegen. Sie werden am Kopf von Facialis und Glossopharyngeus, weiter nach hinten vom Vagus versorgt. Die Anordnung dieser Organe bei der *Ammocoetes*-Larve ist aus **61** A, B ersichtlich. Die Rumpflinie reicht von der Kiemenregion bis zum Schwanze und ist, wie es scheint, einheitlich. Den Kiemenspalten entsprechen metamere Querreihen von Einsenkungen, die gleichzeitig 2—3 Längsreihen bilden. Dazu kommt eine gerade dorsale Längsreihe am Kopf in der Höhe des Auges und

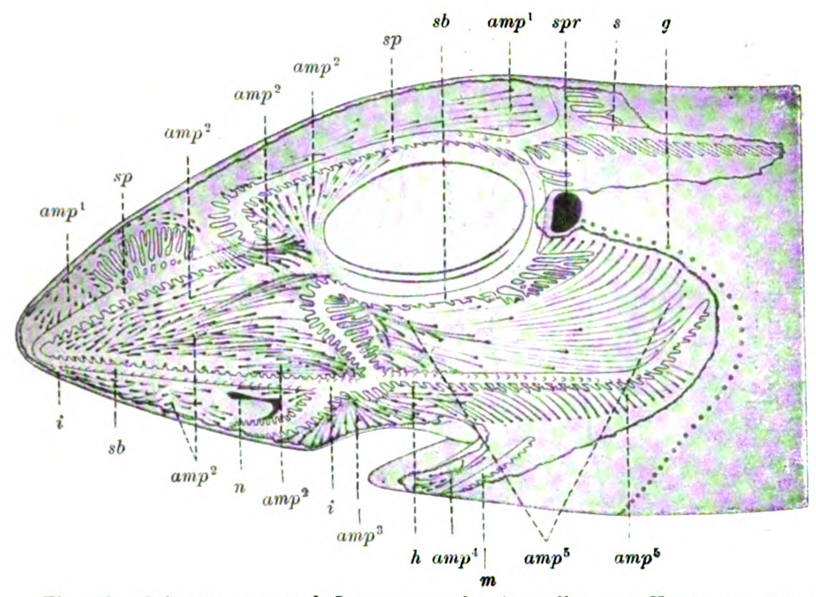


Fig. 62. Seitenorgane und LORENZINIsche Ampullen am Kopfe von *Mustelus laevis* nach ALLIS. *amp*¹⁻⁵ Ampullen, *g* Grubenorgane, *h* Hyoidkanal, *i* Infraorbitalkanal, *m* Mandibularkanal, *n* Nase, *s* Hauptkanal des Kopfes, welcher zum Rumpfkanal führt, *sb* Suborbitalkanal, *sp* Supraorbitalkanal, *spr* Spritzloch.

des Labyrinths und eine ventrale unter den Kiemenspalten. *Petromyzon* (**61** C) besitzt wie die Amphibien 3 parallele Rumpflinien von etwas eingesenkten Knospen, von denen immer 3—7 zu einem kurzen Strich zusammenrücken. Diese Striche verlaufen in der Dorsallinie (d^1) dorsoventral, in den beiden anderen (d^2, v) in der Längsrichtung. Ueber den Kiemenlöchern ist die lineare Anordnung durch Vermehrung der Knospen etwas verschleiert, die ventrale Linie unter ihnen setzt sich bis zum Munde fort. An jedem Organ wölbt sich die Lederhaut etwas empor, wodurch ein auf seiner Kuppe vertiefter Höcker entsteht, denn die vielschichtige Epidermis wird an der Knospe einschichtig. Am Kopfe kann man eine Linie über und eine unter dem Auge rekonstruieren, doch ist auch hier die lineare Anordnung verwischt. Ueber die Seitenorgane der von mir früher beschriebenen *Macrophthalmia (Geotria)*

chilensis (1 Exemplar) kann ich wegen zerstörter Epidermis nichts aussagen. Die Seitenorgane der Cyclostomen bleiben auf der primitiven

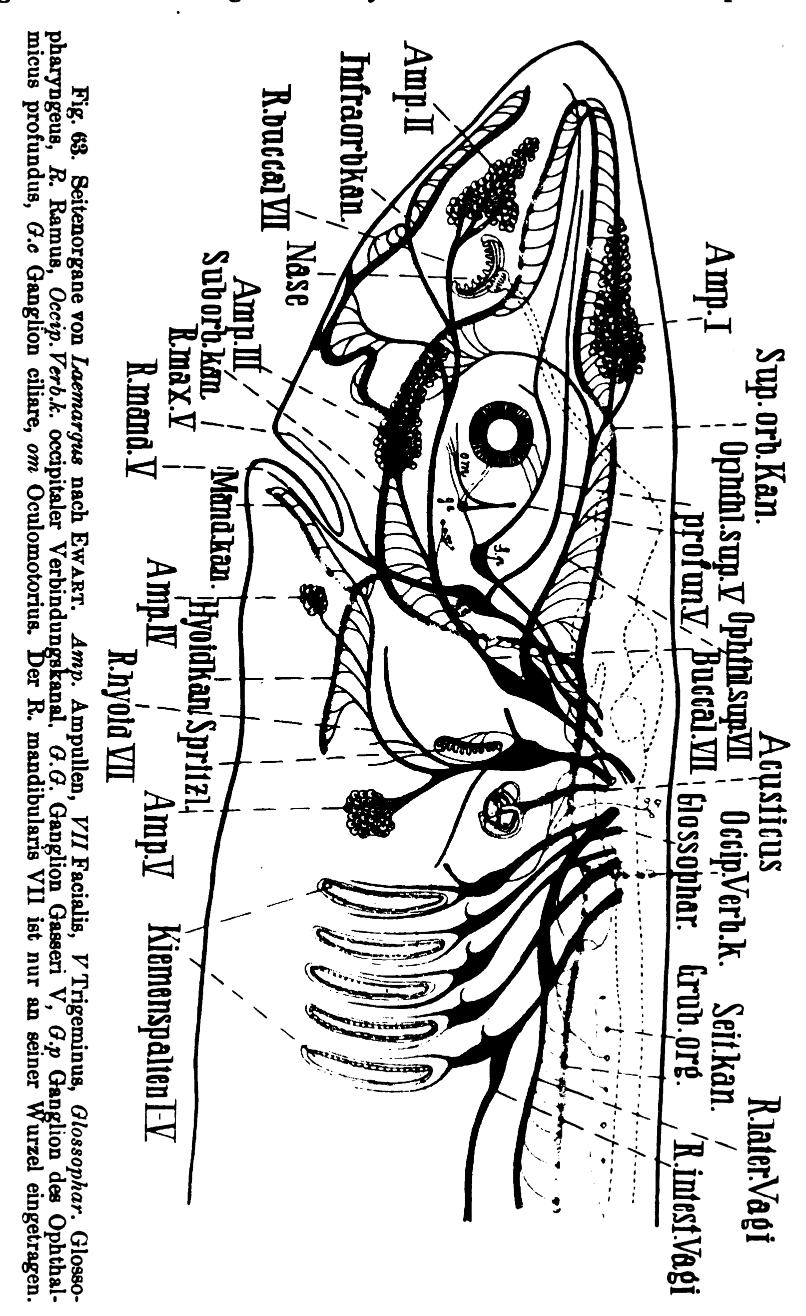


Fig. 63. Seitenorgane von *Laemargus* nach Ewart. *Amp.* Ampullen, *VII* Facialis, *V* Trigeminus, *Glossophar.* Glossopharyngeus, *R.* Ramus, *Occip. Verb.k.* occipitaler Verbindungskanal, *G.G.* Ganglion Gasseri V, *G.p* Ganglion des Ophthalmicus profundus, *G.c* Ganglion ciliare, *om* Oculomotorius. Der R. mandibularis VII ist nur an seiner Wurzel eingetragen.

Stufe der etwas eingesenkten einzeln stehenden Knospen, und es läßt sich auch wie bei den übrigen Fischen eine Anordnung zu 3 Längsreihen und eine gewisse Metamerie erkennen.

Selachier. Der Verlauf der Kanäle ist aus 62—65 ersichtlich. Es ist nur ein Rumpfkanal vorhanden, der bis zum Schwanz reicht und viel enger ist als die Kopfkanäle. Bei *Alopias vulpes* sind seine Porenröhrchen lang und verästelt. Ungefähr in der Höhe des Spritzloches verbinden sich die beiderseitigen Hauptkanäle durch einen queren Occipitalkanal. Der supra- und der suborbitale Kanal jeder Seite hängen vorn zusammen, so daß ein geschlossener Ring um das Auge herum entsteht. Ein ähnlicher, nur hier vorkommender Bogen, der Infraorbitalkanal (**62** *i*, **63**, **64**, **283**) umgibt das Nasenloch und verwächst

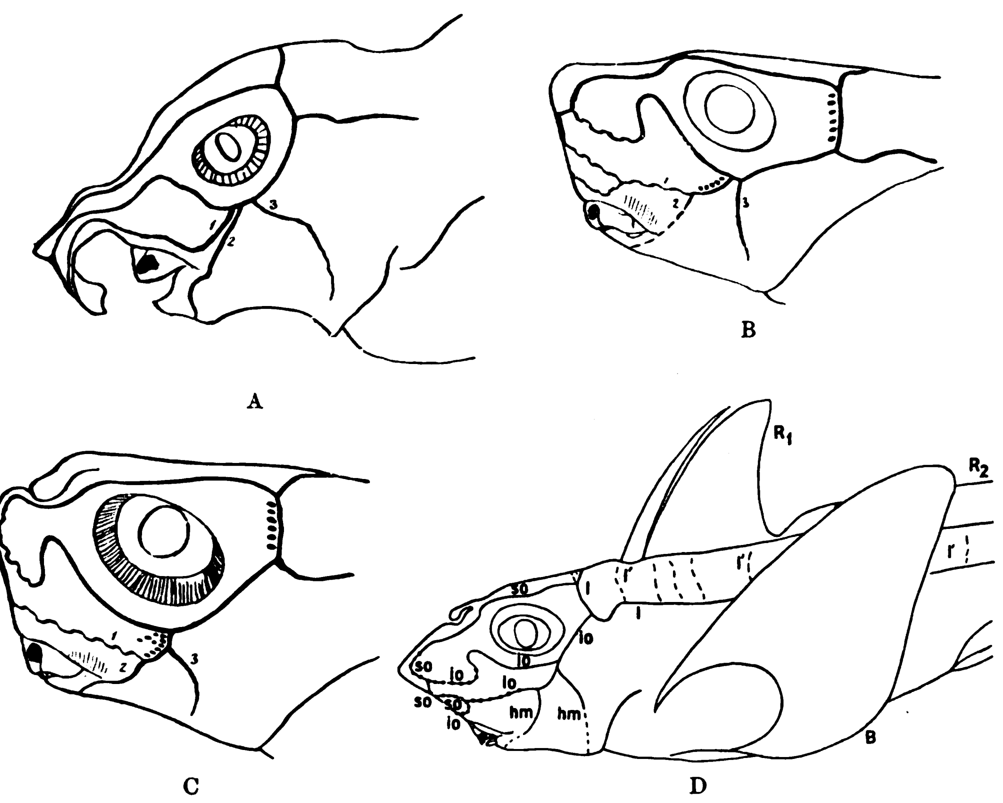


Fig. **64**. Seitenorgane von Holocephalen. A *Callorhynchus antarcticus*, B—D *Chimaera monstrosa*, B von Messina, C und D von den Orkneys und Norwegen. *hm* Hyomandibularrinne, *io* Sub- und Infraorbitalrinne, *l* Rumpfrinne, *l'* freie Sinneshügel, die auf Papillen oder in Gruben sitzen, R_1, R_2 Rückenflosse, *so* Supraorbitalrinne. A—C nach Werner, D nach Ruud.

mit dem der anderen Seite auf eine kurze Strecke in der ventralen Mediane vor dem Maul. Vom hinteren und unteren Winkel des Orbitalringes geht der Hyomandibularkanal nach hinten und gibt als Seitenzweig den Mandibularkanal an den Unterkiefer ab. Dieser Teil bleibt bei manchen Arten (**62**, *Mustelus, Raja*) selbständig. Alle diese Kanäle liegen am Rumpf in, am Kopf unter der Haut, dringen aber nicht in die Placoidschuppen und das Knorpelcranium ein. Eine Ausnahmestellung nimmt *Chlamydoselachus* insofern ein, als die Rumpflinie auf dem Stadium der offenen Rinne stehen bleibt. Die Sinneshügel am Boden

der Kanäle folgen sehr dicht aufeinander bei allen Selachiern (**63**) und an jeden tritt ein Nerv. Da aber auch zwischen ihnen Sinneszellen vorkommen, kann man von einer fast kontinuierlichen Sinnesleiste sprechen. Das Epithel an den Seitenwänden der Kanäle springt häufig in Form von Papillen und Kegeln in das Lumen vor, was wohl mit der Schleimabsonderung zusammenhängt. Alle diese Kanäle werden von einer derben bindegewebigen Scheide umhüllt, die am Rumpfkanal der Haie und Rochen vielfach knorpelig wird, während sie bei den Chimären, wie bei den Teleosteern durch Kalkeinlagerung verknöchert.

Bei den Rochen wird der Verlauf der Kanäle dadurch sehr kompliziert, daß sowohl vom Rumpfkanal wie von den Kopflinien Seitenäste auf die Brustflosse übertreten, und zwar dorsal und ventral, wo sie sich bei manchen Arten reich verzweigen (**65**). Die Sinneshügel



Fig. 65. Seitenorgane von *Pteroplatea valenciennii* nach GARMAN.

von *Raja batis* liegen am Rücken auf der Ventral- oder der Innenwand der Kanäle, am Bauch auf der Dorsalwand, weil sie vom Rücken her sich ventralwärts verlängert haben. Unter den Holocephalen bleiben die Seitenorgane von *Chimaera* auf dem Stadium offener Rinnen stehen, die sich an der Schnauze zu großen Poren erweitern (**283**). Bei *Rhinochimaera pacifica* haben sich die Lippen der Rinnen einander stark genähert, besondere Poren fehlen. Endlich bei *Callorhynchus antarcticus* finden wir im Alter geschlossene Kanäle, die sich durch Poren öffnen. Beide Infraorbitallinien von *Chimaera* vereinigen sich durch eine winkelige Querrinne (**283** *qc*), welche vor den an die Oberlippe nach hinten gerückten Nasenlöchern liegt. *Callorhynchus* zeigt insofern das primitivere Verhalten, als die Infraorbitalrinne (**64** A, 1) die Mandibular- (2) und die Hyoidrinne (3) getrennte Seitenäste der Suborbitalrinne sind. Bei den mediterranen Individuen von *Chimaera monstrosa*

(**64** B) (und bei *Rhinochimaera*) ist Ast 2 auf 1 hinaufgerückt und bei den nordischen (**64** C) auch noch Ast 3.

Haie und Rochen sind ferner dadurch ausgezeichnet, daß die Kanäle nicht durch einfache Poren, sondern durch Röhren, die mit Poren abschließen, sich nach außen öffnen. Nur einige primitive Haie (*Laemargus* [**63**]) haben noch einfache Poren. Die Röhren der Haie bleiben aber im allgemeinen kurz und unverästelt (**62**), selten werden sie, wie z. B. am Hyomandibular- und Rumpfkanal von *Alopias vulpes*, lang und dendritisch. Bei den Rochen werden sie hingegen häufig sehr lang und reich verästelt (**65**), können sich auch netzartig verbinden, und die Poren liegen dann massenweise und regellos um die Schleimkanäle herum. Sie dürfen natürlich nicht mit den Gängen der Ampullen verwechselt werden.

Ueber die **Innervierung** dieser Organe geben die Fig. **63** und **77** und die folgende Uebersicht Aufschluß, wobei wir, um Wiederholungen zu vermeiden, die Ganoiden und Teleosteer anschließen.

	Selachier, Ganoiden	Teleosteer	Physostomen nach Collinge	*Chimaera* nach Collinge
Supraorbitalkanal	R. ophthalmicus VII	R. ophthalmicus VII	R. ophthalmicus superfic. V	R. ophthalm. sup. et profundus V
Suborbitalkanal	R. buccalis VII	R. buccalis VII	R. buccalis V	R. buccalis V
Infraorbitalkanal	R. buccalis VII			R. maxill. inf. V
Mandibularkanal	R. hyoideus VII	R. mandibularis VII	R. mandibularis VII	R. mandibularis V
Hauptkanal des Kopfes	Dorsalast des R. buccalis VII u. Glossophar.	R. oticus VII u. Vagusäste	R. ophthalmicus superfic. V	R. ophthalmicus superfic. V
Rumpfkanal	R. lateralis X	R. lateralis X	R. lateralis X	R. lateralis X

Die Uebereinstimmung ist vollständig, denn der R. oticus VII ist ein Dorsalast des R. buccalis des Facialis, und der Glossopharyngeus gehört zum Vaguskomplex.

Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß auch abweichende Angaben vorliegen. So findet Collinge, daß bei *Chimaera* der Trigeminus ganz an die Stelle des Facialis tritt und Haupt-, Supraorbital-, Suborbital-, Infraorbital- und Mandibularkanal versorgt, und für eine Anzahl physostomer Teleosteer (darunter *Clarias*, an dem Pollard nur den Facialis beobachtete) gibt er an, daß der Trigeminus den Haupt-, Supraorbital- und Suborbitalkanal innerviert, so daß für den Facialis nur der Mandibularkanal übrigbleibt; aber bei *Amiurus* ist auch hier R. oticus und R. mandibularis V eingetreten. Ferner sollen nach Guitel bei *Lepadogaster* die postoculare (**75** i) und die operculare (*vr*[1]) Linie freier Sinnesknospen vom Trigeminus versorgt werden, und Cole findet 2 Sinneshügel im Supraorbitalkanal von *Chimaera* vor dem Auge vom R. profundus innerviert. Desgleichen gibt der so sehr genaue Stannius an, daß der Infraorbitalkanal vom R. buccalis Trigemini versorgt wird. Die Verhältnisse bedürfen also einer Nachuntersuchung. Sollten diese Angaben bestätigt werden, so liegt hier ein interessantes Beispiel einer phyletischen Uminnervierung vor, die um so bemerkenswerter ist, als keine Lageveränderung der innervierten Organe erfolgt ist (vgl. I. S. 504, Uminnervierung wandernder Extremitäten). Es waren dann die Gebiete dieser beiden Nerven ursprünglich noch nicht scharf gesondert, sondern sie waren

beide ebenso sehr sensibel wie motorisch. Auf dieser Stufe übernahm der Facialis die Seitenorgane des Kopfes. Später wurde der Facialis immer mehr ein Muskelnerv, der Trigeminus ein Gefühlsnerv, und der letztere trat an das Lateralsystem.

Die **zerstreuten Sinneshügel** treten bei Selachiern in verschiedenen Formen auf, als deren einfachste die freien Sinneshügel von *Chimaera* und die eingesenkten „Grubenorgane“ (pit organs) der Haie anzusehen sind. Sie stehen in Querreihen neben der Rückenmediane (**64** D, *l'*), an verschiedenen Stellen des Kopfes und zuweilen auch am Bauch (*Spinax*). Sie werden von denselben Nerven versorgt, wie die ihnen benachbarten Teile der Seitenorgane. Eine Weiterbildung der Grubenorgane sind die LORENZINIschen Ampullen und die SAVIschen Bläschen.

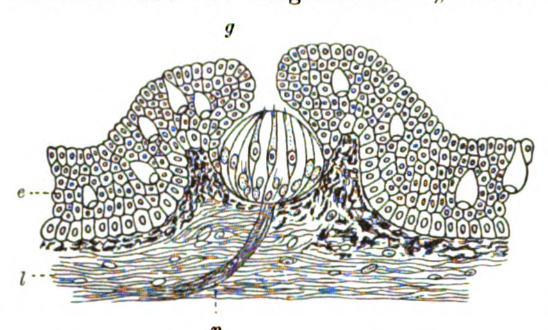


Fig. 66. Grubenorgan aus der Haut eines Rochen nach EWART und MITCHELL.

Ueber die Funktion der von LORENZINI 1678 entdeckten **Ampullen** ist nichts Näheres bekannt, mit Ausnahme einer Beobachtung von PARKER, welcher durch mechanische Reizung derselben eine hemmende Wirkung auf die Atembewegungen ausüben konnte. Vielleicht orientieren sie über die Wassertiefe, da ja eine Schwimmblase fehlt. Es sind Röhrchen, welche in Gruppen oder Streifen auftreten und bis tief

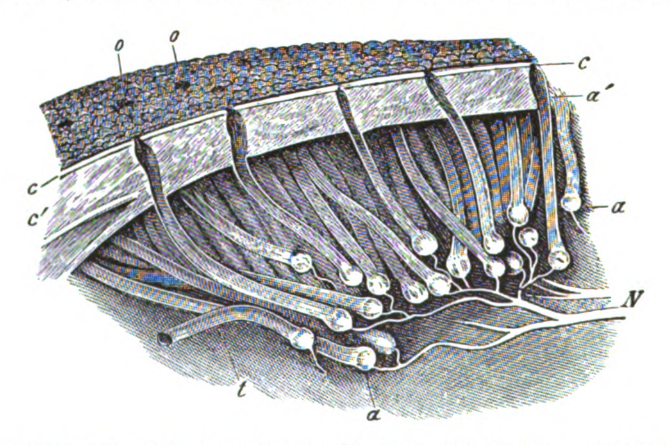


Fig. 67. LORENZINIsche Ampullen am Rostrum von *Scyllium* nach GEGENBAUR.

unter die Haut reichen (**67**) und sich weit unter ihr ausbreiten (**62**). Sie sind mit Schleim gefüllt, werden von niedrigem Epithel ausgekleidet und erweitern sich an ihrem unteren Ende kugelig oder sackförmig. Eine solche, etwa stecknadelkopfgroße Ampulle kann durch bindegewebige Septen in mehrere Unterabteilungen zerfallen. Sie ist bei *Torpedo* einfach rundlich, während sie bei *Scyllium* und *Mustelus* mit kurzen Divertikeln besetzt ist und bei *Acanthias* in feinere Röhren

ausläuft, die ihrerseits Divertikel tragen. Bei *Chimaera* und *Hexanchus* können mehrere Ampullen zu einer acinösen Masse verschmelzen, die durch mehrere Kanäle ausmündet. Ueber das Epithel der Ampulle lauten die Angaben widersprechend. Einige Forscher finden nur eine Sorte von kubischen Zellen (*Torpedo*), während andere neben gewöhnlichen Stützzellen große flaschenförmige Sinneszellen feststellen, welche mit einem dicken, nicht über die Oberfläche vorspringenden Stiftchen enden und an ihrer Basis von Neurofibrillen umsponnen werden (**68**). Eine dorsale Gruppe (**62**, **63** *amp.*[1]) liegt bei Haien über dem Supraorbitalkanal, mehrere andere breiten sich zwischen Supra- und Suborbitalkanal aus (*amp.*[2]). Dazu kommen noch eine maxillare (*amp.*[3]), eine mandibulare (*amp.*[4]) und eine hyomandibulare (*amp.*[5]) Gruppe. Die letztere breitet sich bei manchen Rochen durch lange Kanäle bis auf die Flossen und bis in die Nähe des Afters aus. Die Ampullen entstehen als Epidermisverdickungen, welche bei Embryonen unter der Lupe als weiße Pünktchen neben und zwischen den Sinneslinien deutlich sichtbar sind (**86**). Später sinken sie in die Tiefe. Die Nerven der Ampullen sind aus **63** ersichtlich. Da jede Ampulle sehr reichlich von Fasern umsponnen wird, müssen sie Sinnesorgane sein.

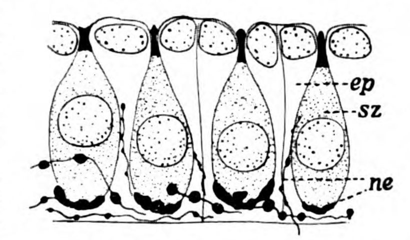


Fig. 68. Sinnesepithel aus der LORENZINIschen Ampulle von *Acanthias* nach RETZIUS.

Die **SAVIschen Bläschen** (SAVI 1841), etwa 100 auf jeder Seite, liegen bei *Torpedo* am Außenrande der elektrischen Organe und in der

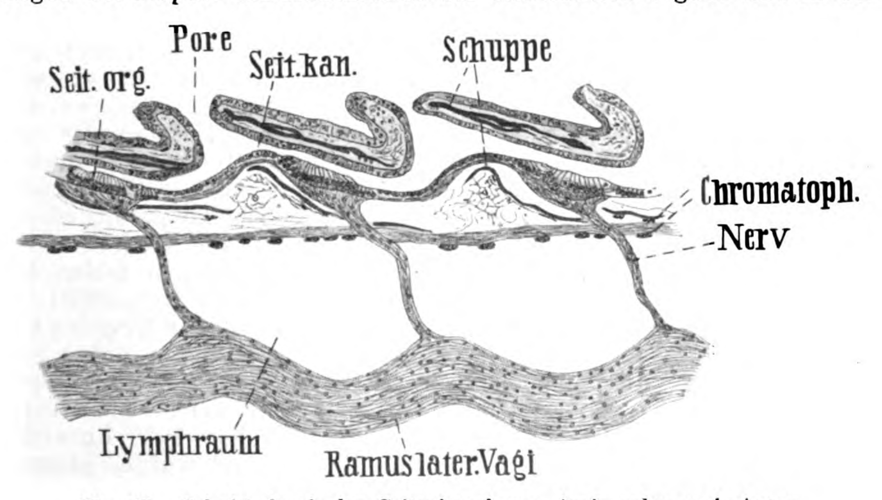


Fig. 69. Schnitt durch den Seitenkanal von *Amia calva* nach ALLIS.

Umgebung der Nasengruben im Bindegewebe unter der Haut. Sie sind völlig geschlossen und mit Gallerte erfüllt, haben einen Durchmesser von 2—3 mm, werden von einem einfachen Plattenepithel ausgekleidet und besitzen eine ventrale Platte von Sinneszellen mit starren Härchen. Ueber ihre Funktion ist nichts bekannt. Ich vermute, daß sie den Druck des Sandes wahrnehmen, wenn das Tier sich eingräbt, und ver-

hindern, daß es sich zu weit von der Oberfläche entfernt. Sie werden vom Trigeminus versorgt.

Bei den **Ganoiden** verlaufen die Kanäle im allgemeinen wie bei den Knochenfischen und durchbohren auch wie bei diesen die Deckknochen des Kopfes und die Schuppen des Rumpfes (**69**). Nur bei *Polyodon* behalten die Kanäle ihre ursprüngliche Lage in der Haut nach außen von den Knochen. Bei *Polyodon* und *Polypterus* vereinigen sich der Supra- und der Suborbitalkanal vorn, so daß das Auge von einem Ringkanal, wie bei den Selachiern, umgeben wird. *Acipenser, Amia, Polyodon* und *Polypterus* haben nur die occipitale Querverbindung, während bei *Lepidosteus* außer dieser noch eine frontale vorhanden ist. Vom Opercularkanal ist bei *Acipenser* nur ein kleines isoliertes Stück in der Nähe des Unterkiefers vorhanden. Auch bei *Polypterus* ist dieser Kanal durch eine Lücke vom Hauptkanal getrennt. Bei letzterer Gattung besteht die Rumpflinie aus 3 parallelen Stämmen, von denen die unterste die stärkste ist, während bei *Amia* zwei Rumpflinien vorhanden sind. Nach meiner Auffassung ist nur eine eigentliche Rumpflinie vorhanden, zu der dorsal noch zwei, bzw. eine Reihe von Spaltpapillen kommen. Die Zwischenstellung, welche die Ganoiden in so vielen Merkmalen zwischen den Selachiern und Knochenfischen einnehmen, kommt darin zum Ausdruck, daß die Innervierung der teleosteerähnlich (ohne Infraorbitalkanal) verlaufenden Kanäle dieselbe ist, wie bei den Haien: die Kopfkanäle werden fast ausschließlich vom Facialis versorgt. Der Glossopharyngeus innerviert nur ein kleines Stück des Hauptkanals. Noch in einer anderen Hinsicht erinnern die Seitenorgane der Ganoiden an diejenigen der Selachier, was aber als eine Homoiologie aufzufassen ist. Die nach außen führenden Röhrchen teilen und verästeln sich, so daß statt der einfachen Poren Gruppen derselben vorhanden sind: so bei *Amia* und *Polyodon* am Rumpf- und am Mandibularkanal, bei *Lepidosteus* nur am Hauptkanal, wo sich sogar netzartige Geflechte dieser Röhrchen finden. *Polypterus* und *Acipenser* zeigen noch überall den ursprünglichen Zustand der einfachen Poren. Bei allen Ganoiden kommen zerstreute Sinnesgruben namentlich am Kopf vor, in regelloser Anordnung oder in Reihen oder in Gruppen. Mit diesen dürfen nicht andere, Schleim produzierende Gruben verwechselt werden, welche bei *Polyodon* am Kopf zu vielen Tausenden vorkommen. Echte LORENZINIsche Ampullen fehlen den Ganoiden, aber einige besitzen homoiologe Vorstufen derselben: bei *Polyodon* zerfallen manche Spaltpapillen durch Teilung in Gruppen von eng zusammenliegenden Sinnesknospen, und bei *Acipenser* senken sich solche Gruppen ein und münden durch je eine gemeinsame Oeffnung aus.

Teleostei. Die Sinneshügel der Seitenorgane treten immer ontogenetisch zuerst als freiliegende epidermale Gebilde auf. Entweder bleiben sie nun, wie in der Uebersicht S. 65 gezeigt wurde, dauernd auf diesem Zustand stehen (*Lophius*, manche Gobiiden u. a.), oder sie liegen später in einem Kanal im Corium oder noch tiefer in den Deckknochen des Kopfes. Die freien Sinneshügel tragen nicht selten eine gallertige Haube oder Schutzröhre um die Sinneszellen herum (**70**). Bei *Lophius* (**71**) sitzen sie auf einer kleinen Papille und werden links und rechts von Hautläppchen begleitet, welche sich schützend über sie legen können. Der erwachsene Stichling, *Batrachus tau, Lepadogaster* (**75** *i*), *Leucaspius delineatus* u. a. zeigen sowohl freie wie in Kanäle eingesenkte Sinneshügel (s. oben). Alle diese Endorgane haben sekun-



däre Sinneszellen. Sie sind beim Kaulbarsch birnförmig, tragen ein Haar und liegen in der oberen Hälfte des Epithels zwischen langen schmalen Stützzellen. Die markhaltigen Nervenfasern verlieren kurz vor dem Epithel die Markscheiden und

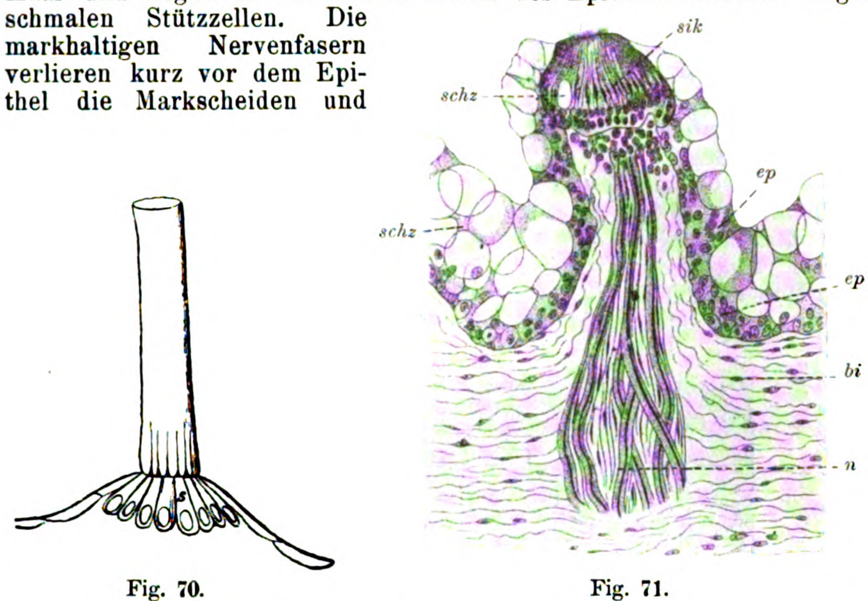


Fig. 70. Fig. 71.

Fig. 70. Freier Sinneshügel der Seitenlinie von *Gobius minutus* nach Schulze.
Fig. 71. Sinneshügel der Seitenlinie von *Lophius* nach Guitel. *bi* Bindegewebe, *ep* gewöhnliches Epithel, *n* Nerv, *schz* Schleimzelle, *sik* Sinnesknospe.

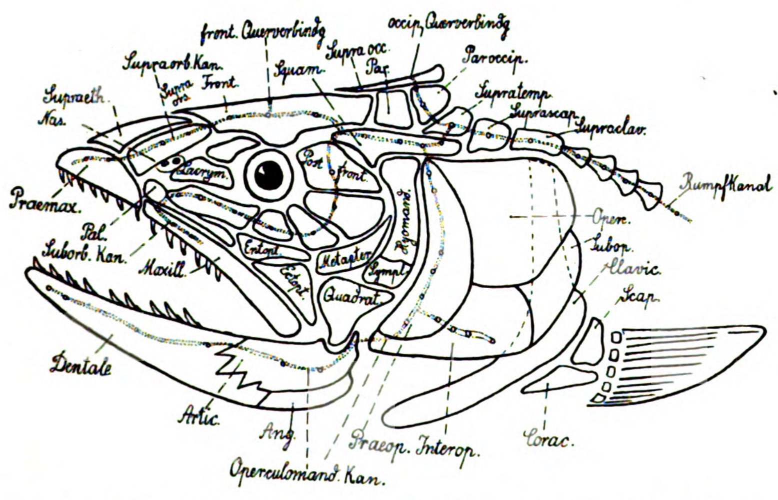


Fig. 72. Schema des Verlaufs der Seitenkanäle eines Knochenfisches. *Ang* Angulare, *Artic* Articulare, *Clavic* Clavicula, *Corac* Coracoid, *Ectopt* Ectopterygoid, *Entopt* Entopterygoid, *Front* Frontale, *Hyomand* Hyomandibulare, *Interop* Interoperculum, *Lac* Lacrymale, *Maxill* Maxillare, *Metapt* Metapterygoid, *Nas* Nasale, *Operc* Operculum, *Pal* Palatinum, *Par* Parietale, *Paroccip* Paroccipitale, *Postfront* Postfrontale, *Praemax* Praemaxillare, *Praeop* Praeoperculum, *Quadrat* Quadratum, *Scap* Scapula, *Squam* Squamosum, *Subop* Suboperculum, *Supraclav* Supraclaviculare, *Supraeth* Supraethmoidale, *Supraocc* Supraoccipitale, *Supraorb* Supraorbitale, *Suprascap* Suprascapulare, *Sympl* Symplecticon, *Supratemp* Supratemporale.

spalten sich dann in einige Fibrillen, welche becherartig die Sinneszellen umgreifen.

Der Verlauf der Kanäle und ihre Lage in den Deckknochen des Kopfes ist aus **72** und **73** ersichtlich. Die Beziehungen zu diesen Knochen sind so fest, daß die Kanäle zur Identifizierung der Knochen benutzt werden können. Der Rumpfkanal durchbohrt die über ihm liegenden Schuppen und öffnet sich dann über der Vorderfläche dieser Schuppen nach außen, also wie in **69**. Zwischen je zwei Schuppen liegt ein Sinneshügel, und da die Schuppen metamer angeordnet sind, so gilt dies auch für die Sinnesknospen. Der Kanal wendet sich dann zur Hinterfläche des Kopfes, wobei er die oberen Elemente des Schultergürtels (Supraclaviculare, Suprascapulare) durchbohrt. Er tritt dann in das Supratemporale (Extrascapulare laterale) und in das Paroccipitale (Extrascap. mediale) ein und gibt

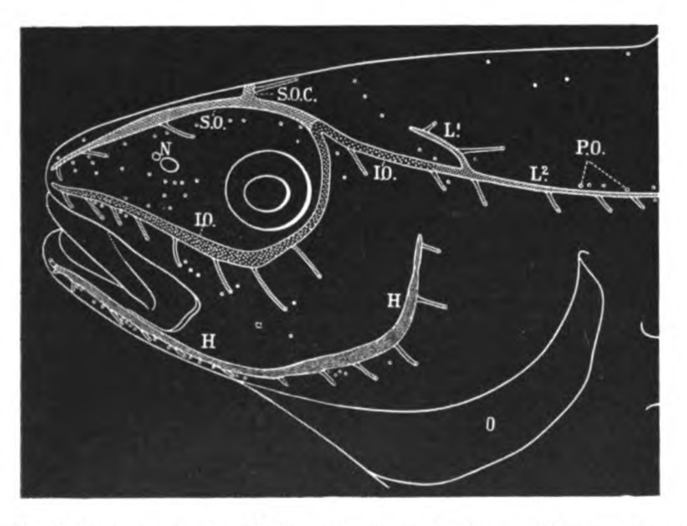


Fig. 73. Seitenorgane von *Gadus virens* nach COLE. *H* Operculomandibularkanal, *I.O* Suborbitalkanal und dorsal Hauptkanal des Kopfes, L^1, L^2 Rumpfkanal, *N* Nasenloch, *P.O* Grubenorgane, *S.O* Supraorbitalkanal, *S.O.C* Querverbindung der Kanäle, *O* Kiemendeckel.

hier nach oben die occipitale Querverbindung ab und setzt sich nach vorn in den Hauptkanal des Kopfes fort. Dieser verläuft im Squamosum (Pteroticum) und spaltet sich vorn in den Supra- und in den Suborbitalkanal. Ersterer zieht durch das Frontale, zuweilen unter Abgabe einer Querverbindung mit der Gegenseite, zum Nasale und manchmal bis zum Praemaxillare. Der letztere durchbohrt die Suborbitalknochen und endet am Oberkiefer. Der vom Hauptkanal sich abspaltende Operculo(Hyo-)mandibularkanal durchzieht das Praeoperculum (eventuell auch das Interoperculum), zuweilen unter Abgabe eines nach hinten laufenden Astes (**75** e), das Articulare und Dentale, um manchmal vorn mit dem Kanal der anderen Seite zu verschmelzen. Solche mediale Vereinigungen kommen vorn auch bei den anderen Kanälen vor. Abweichungen von diesem gewöhnlichen Typus zeigen sich entweder nach der progressiven Seite durch

Ausbildung sekundärer Aeste (*Lophius*, **74**, wo die Sinneshügel freistehen; *Caranx trachurus*, **75** t), durch sackförmige Erweiterungen bei Aalen, durch Knochenhülsen um die Kanäle herum, oder sie bedeuten ein Stehenbleiben auf primitiver Stufe, indem die getrennt angelegten Kanäle teilweise nicht verschmelzen: *Gadus* (**73**), *Lepadogaster* (**75** i), *Batrachus*. Unter den Plectognathen scheint es bei *Monacanthus*, *Ostracion*, *Diodon* zu völliger Rückbildung gekommen zu sein, während *Balistes* am Kopf noch eine Linie zeigt. Bei *Tetrodon* läßt sich die Rückbildung gut verfolgen, indem der stachellose *T. inermis* und andere Arten mit schwachen Stacheln in der vorderen Körperhälfte und nackter hinterer noch eine deutliche Rumpflinie besitzen. Merkwürdig ist, daß den meisten Clupeiden trotz ihres hervorragenden Schwimmvermögens ein Lateralsystem fehlt. Dieser Mangel ist um so auffälliger, als ein R. lateralis vagi mit einem R. dorsalis vorhanden ist. Bei einer Untersuchung von Heringslarven und Jungfischen unter dem Präpariermikroskop habe ich keine Andeutung von freien Sinnesknospen gefunden; vielleicht sind sie nur auf Schnitten nachzuweisen wegen ihrer Kleinheit. Nach Smitt (Scandinavian Fishes, 2. ed., II, 951) sollen beim Hering zuweilen die ersten 3—5 Schuppen der Rumpflinie durchbohrt sein, während bei *Clupea alosa* einige Schuppen dieser Linie sich zuweilen an der Schwanzflosse zeigen. Beides spricht für eine sekundäre Rückbildung. Die Kopfkanäle sollen bei Clupeiden vorhanden sein. Ueber *Mugil* vgl. weiter unten. Auch *Cyclopterus* soll zwar einen R. lateralis, aber keinen Seitenkanal besitzen.

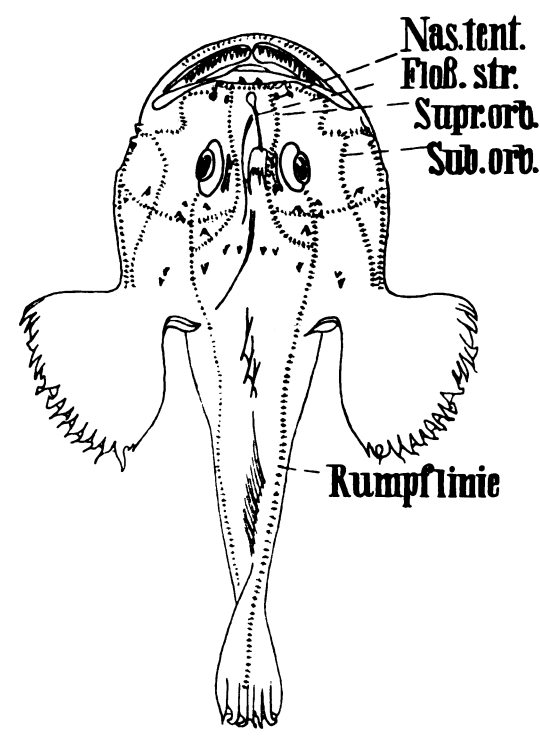


Fig. 74. Seitenlinie von *Lophius piscatorius* nach Guitel. *Floss.str* Flossenstrahl, *Nas.tent* Nasententakel.

Da die Seitenorgane von großer systematischer Bedeutung sind, gehe ich noch auf einige Einzelheiten ein. Die Kopfkanäle treten in dieser Beziehung hinter dem Rumpfkanal sehr zurück, weil sie durch die Einlagerung in die Kopfknochen schwer zu erkennen sind. Nicht selten sind einzelne Kopfkanäle isoliert und hängen nicht mit den andern zusammen; so besonders häufig der Mandibularkanal [*Cottus gobio*, Aal, *Gadus virens* (**73**)]. Bei *Batrachus tau* und *Lepadogaster* (**75** i) sind sogar alle 4 Abschnitte unverbunden. Da die Linien phyletisch aus freien Sinnesknospen hervorgegangen sind, so muß der

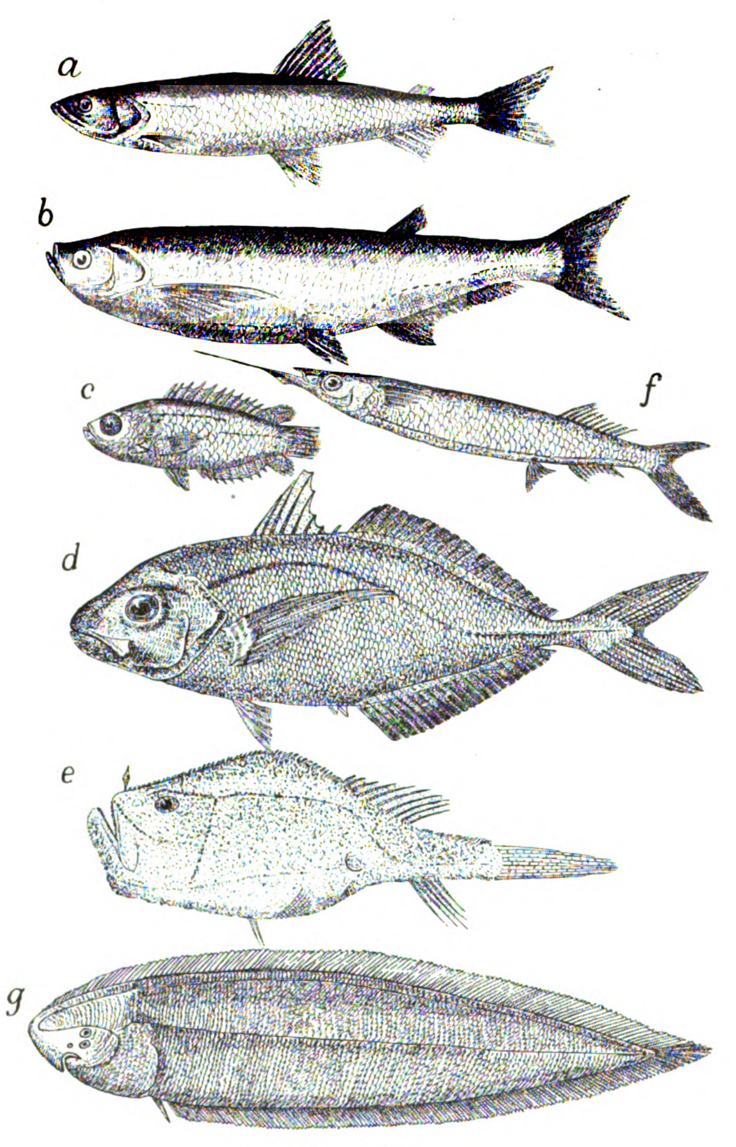


Fig. 75 a—g.

Fig. 75 a—t. Verhalten der Rumpflinie bei Knochenfischen. a Stint *Osmerus eperlanus*, b *Pelecus cultratus*, c *Anabas scandens*, d *Caranx hippos* L. von Portorico, e *Chaunax pictus* LOWE von Portorico, f *Hemiramphus brasiliensis* L., g *Cynoglossus lida* DAY, h *Callyodon erythacus* JORD. u. SEALE, i *Lepadogaster gouanii* nach GUITEL, k *Mugil melinopterus* CV., l *Thynnus vulgaris*, m *Nesogrammus piersoni* EVERM. u. SEALE. n Heilbutt *Hippoglossus hippoglossus* L., o *Lophotes cepedianus*, p *1* Seitenlinie der meisten *Ambassis*-Arten, *2 A. urotaenia*, *3 A. interrupta*, q der blinde Höhlenfisch von Kentucky, *Amblyopsis spelaeus*, nat. Gr., nach einem Exemplar des Phyletischen Museums, *n* Nasenlöcher, *an* After, die kleinen Striche am Kopf sind sensible Fädchen, r *Leuciscus rutilus*, s *Salmo salar*, *ss'* Seitenlinie, ε Winkel der Myocommata, t *Caranx trachurus*. c, p, q Orig., a, b aus HEIN, g nach DAY, i nach GUITEL, k, l aus CUVIER-VALENCIENNES, o aus GÜNTHER, r, s nach HASE, t aus H. d. N., alle übrigen aus Schriften des Bureau of Fisheries.

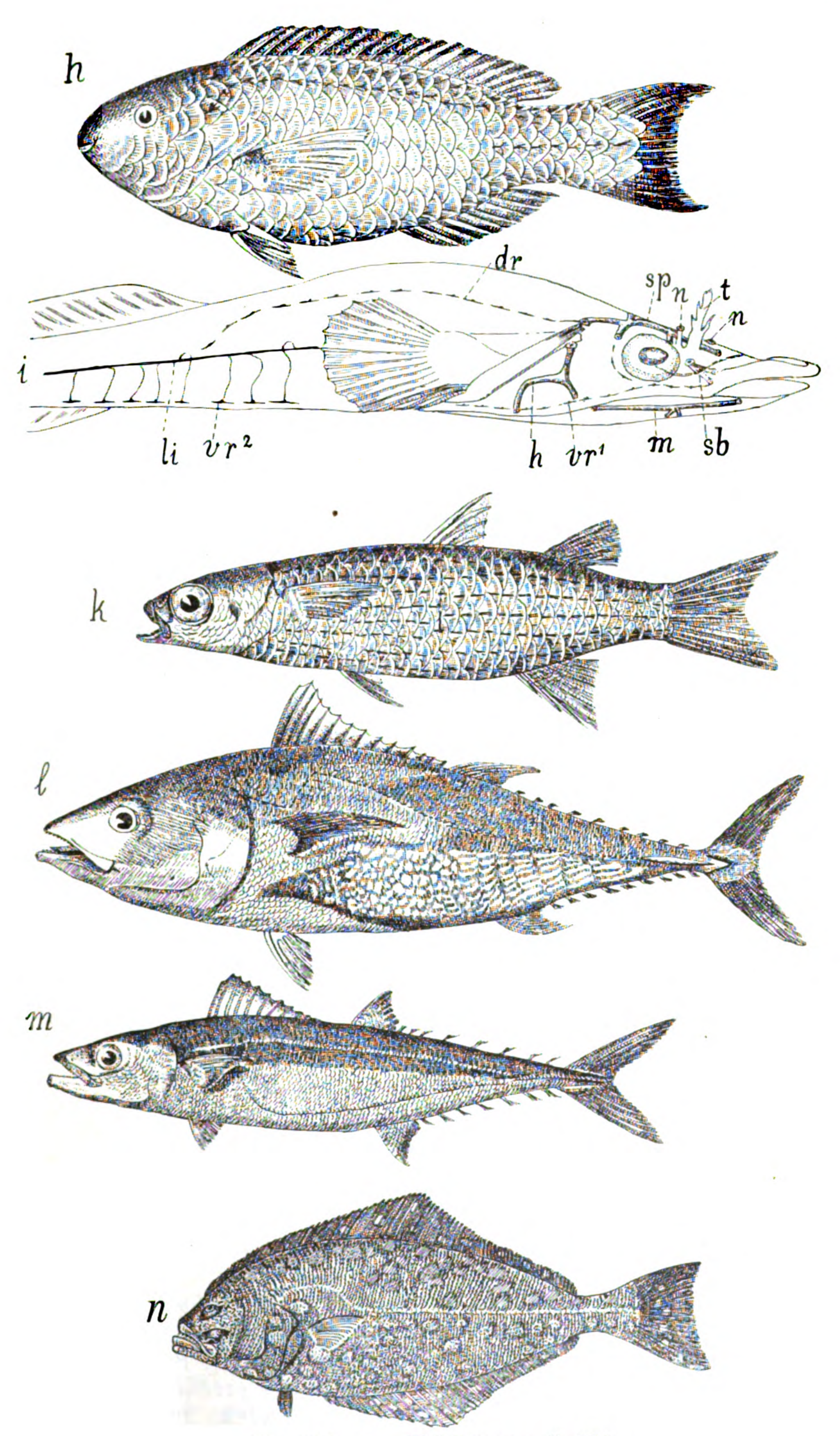


Fig. 75 h—n. (Erklärung s. S. 78.)

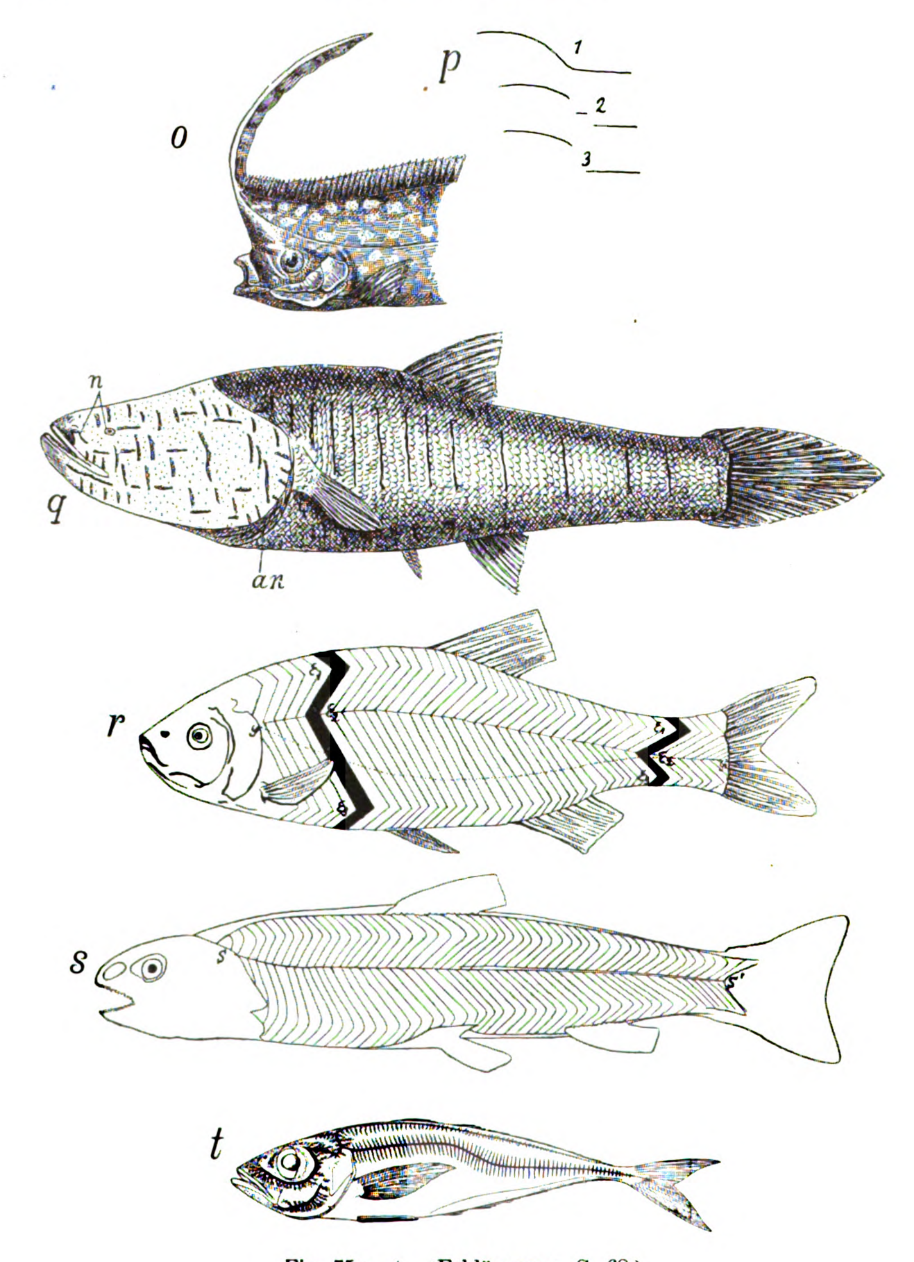


Fig. 75 o—t. (Erklärung s. S. 68.)

isolierte Zustand der Abschnitte als primitiv gelten. Die hier genannten Arten sind mit Ausnahme von *Gadus* aber sicherlich hochdifferenziert, was dazu zwingt, bei ihnen eine sekundäre embryonale Hemmung anzunehmen, welche sie in dieser Hinsicht primitiv erscheinen läßt. Die occipitale Querverbindung ist fast immer vorhanden; zu ihr kommt zuweilen (*Cottus*, *Fierasfer*) noch eine frontale. Bei *Cottus gobio*

verschmelzen sogar die beiden Supraorbitalkanäle zwischen den beiden Querverbindungen noch einmal an einem Punkte, so daß eine dritte vorhanden ist. Größere Hohlräume an den Kopfkanälen werden angegeben für *Acerina*, *Corvina*, *Umbrina*, *Xiphias*, *Fierasfer*, Aale, also für so verschiedene Arten, daß sie sicherlich weitverbreitet sind.

Diese Eigentümlichkeit scheint auch besonders den Tiefseeteleosteern (Berycidae, Ophidiidae, Scopelidae u. a.) zuzukommen. Fig. 76 erläutert die Verhältnisse der Macruriden, welche den Gadiden nahestehen. Die Kanäle nehmen einen großen Teil der Kopfoberfläche ein und liegen unter der Haut in einer Rinne der Kopfknochen, welche nur an einzelnen Stellen sie allseitig umgeben. Der Haupt- oder Scapularkanal (*Sca*) geht nach hinten in den Rumpfkanal über, welcher in der Jugend sehr kurz ist und erst allmählich bis zum Schwanze auswächst. Supra- und Infraorbitalkanal stoßen vorn zusammen, sind aber blind geschlossen. Die hintere Querkommissur fehlt, ist aber jederseits durch eine Er-

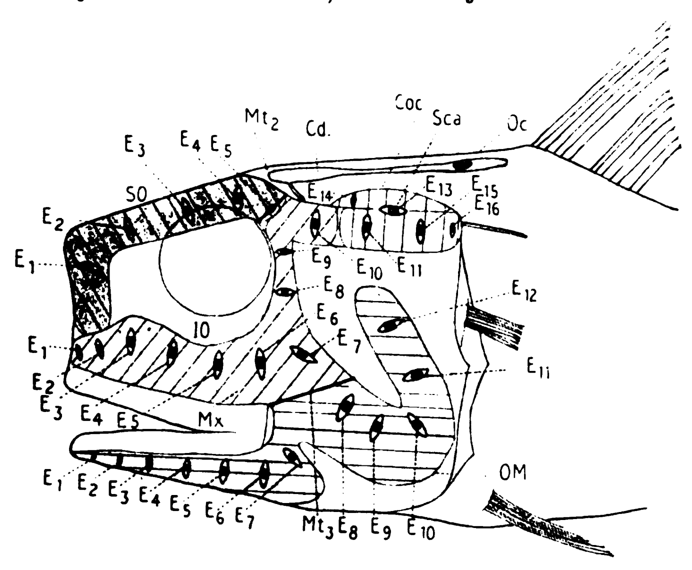


Fig. 76. Seitenkanäle des Kopfes von *Macrurus carernosus* nach PFÜLLER. Ihre Hauptabschnitte sind verschieden schraffiert. *Cd* Canalis dorsalis, *Coc* Occipitalkommissur, E_1—E_{18} Sinneshügel, *Mx* Maxillarkanal, Mt_2, Mt_3 Membrana transversa, *Oc* Occipitalorgan, *SO*, *IO* Supra-, Infraorbitalkanal, *OM*. Operculomandibular- und *Sca* Scapularkanal.

weiterung (*Coc*) angedeutet. Die Kopfkanäle haben keine Poren nach außen und jederseits 33 Sinneshügel, welche so groß sind, daß man sie mit bloßem Auge als längliche Körperchen erkennen kann. Eigentümlich sind quere Membranen (Mt_2, Mt_3), welche die Hauptabschnitte gegeneinander abgrenzen. Der Rumpfkanal (78) liegt nach außen von den Schuppen und mündet auf jeder zweiten Schuppe durch einen Porus aus. Die Weite der Kopfkanäle muß in Beziehung stehen zu den Lebensverhältnissen der Tiefsee. Wahrscheinlich nehmen sie schwache Wasserdrucke wahr, welche andere sich bewegende Organismen hervorrufen, und bilden so einen Ersatz für das Auge.

Der **Rumpfkanal** läßt sich an den durchbohrten oder eingebuchteten (*Cottus gobio, Esox*) Schuppen meist leicht verfolgen, so daß viele Angaben in der Literatur über sein wechselndes Verhalten vorliegen

bzw. den ichthyologischen Tafelwerken [1]) entnommen werden können. Bei einigen Gattungen verkalkt (*Gadus*, *Synanceia*) oder verknorpelt (*Cottus*) das ihn umgebende Bindegewebe. Er ist eine Fortsetzung des Hauptkopfkanals und tritt daher am oberen Rande des Kiemendeckels auf den Rumpf

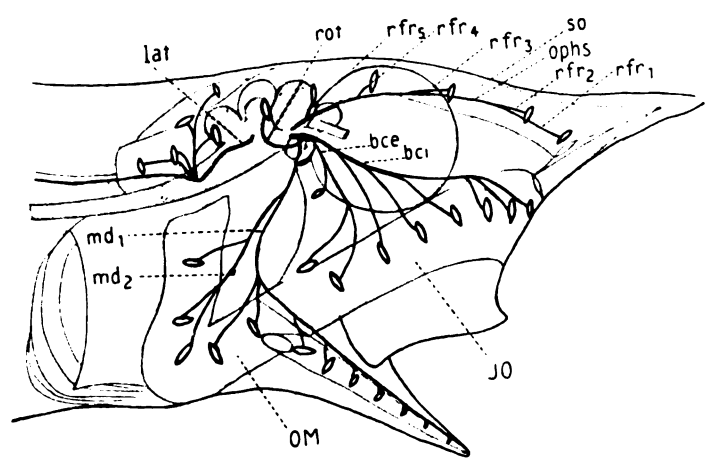


Fig. 77. Endigungen des Facialisnerven an den Seitenorganen von *Macrurus flabellispinis* nach PFÜLLER, $^2/_3$ nat. Gr. *bce*, *bci* Buccalis externus, internus, md_1, md_2 Mandibularis externus VII, *ophs* Ophthalmicus superficialis, rfr_1—rfr_5 Aeste zu den frontalen Endplatten, *rot* Ramus oticus, *lat* R. lateralis Vagi.

über (72), um sich bis zur Schwanzflosse fortzusetzen, an welche er meist genau in der Mitte ihrer Seitenfläche herantritt. Das Herabsteigen zu diesem Punkte kann in sehr verschiedener Weise erfolgen, geschieht aber fast immer so, daß die Brustflosse durch ihre Bewegungen keinen oder

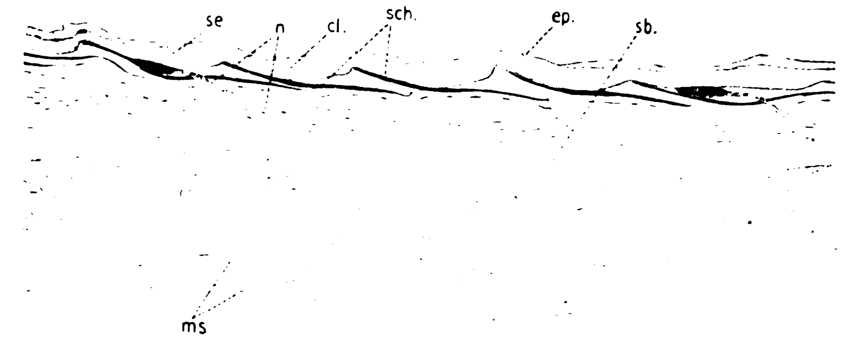


Fig. 78. Längsschnitt des Rumpfseitenkanals von *Macrurus laevis* nach PFÜLLER, $^{15}/_1$. *cl.* Canalis lateralis, *ep.* Epidermis, *ms* Muskel, *sb.* subkutanes Bindegewebe, *sch.* Schuppe, *se* Sinneshügel.

einen möglichst geringen Einfluß auf den Rumpfkanal ausübt, weil dieser ja zur Wahrnehmung solcher Wasserströmungen dient, die von dem Tier nicht selbst hervorgerufen sind; daher die häufige Erscheinung, daß der Kanal zuerst einen Bogen beschreibt, der ungefähr so aussieht,

1) Ich benutzte besonders: CUVIER et VALENCIENNES, Hist. nat. des Poissons; DAY, Fishes of India; zahlreiche Publikationen des Am. Bureau of Fisheries; GÜNTHER, Ichthyologie; HEIN (NITZSCHE), Süßwasserfische Deutschlands.

als ob er eine Strecke mit der Spitze der Pectoralis um deren Wurzel herumbeschrieben wäre (**75** d *Caranx*, n *Hippoglossus*). So erklärt es sich auch, daß beim Thunfisch (l) die Linie über der Brustflosse plötzlich nach oben abbiegt. Sitzt die Brustflosse tief oder ist der Körper sehr hochrückig und liegt der obere Rand des Kiemendeckels weit ab von ihr, so daß sie keinen Einfluß auf die Sinnesorgane der Rumpflinie ausüben kann, so zieht der Kanal zunächst ungefähr parallel der Rückenlinie nach hinten und dann im Bogen oder gerade abfallend zum Schwanze, weil er dem Nervus lateralis folgt, der im allgemeinen im Bindegewebe zwischen der dorsalen und der ventralen Muskulatur verläuft. Neben der Leibeshöhle ist die dorsale Muskulatur nicht so hoch wie die ventrale, während im Schwanze beide gleich sind, daher das Herabsteigen der Seitenlinie. Diese rückt übrigens vielfach aus dem intermuskulären Septum heraus, namentlich bei Cyprinoiden (**75** r), bei denen sie nicht selten dicht hinter der Wurzel der Pectoralis nach unten verläuft und die Bauchkante begleitet (**75** b, *Pelecus cultratus*). Auf diese Weise wird der Einfluß der Brustflosse ebenfalls ausgeschaltet. Der wellenförmige Verlauf bei der eben genannten Art hängt sicherlich mit der Ventralis und dem lang ausgezogenen Vorderende der Analis zusammen. Ist der Körper lang und niedrig, wie bei Lachs (**75** s), Aalen, Trichiuriden, Trachypteriden, *Hippoglossus* (**75** u), *Cynoglossus* (g) u. a., so verläuft die Rumpflinie in ganzer Länge oder zum größten Teil völlig gerade ungefähr in der Mitte der Körperseite. Sie setzt sich bei *Lophotes* (**75** o) und *Regalecus* nach vorn in den Kopfaufsatz fort bis zur Basis des großen Stachels, woraus hervorgeht, daß jener Aufsatz ein nach vorn verschobener Rumpfteil ist. Zuweilen tritt eine Unterbrechung der Seitenlinie beim Uebertritt in den Schwanz ein, was dafür spricht, daß an dieser Stelle die Funktion erschwert ist. Manche Zwischenstufen beweisen, daß es sich um eine sekundäre Rückbildung handelt: einige (**75** p *1*) indische *Ambassis*-Arten (zu den Perciden gehörig) haben eine einheitliche Linie; bei *A. urotaenia* (*2*) findet sich noch ein kleines Zwischenstück und bei *A. interupta* (*3*) ist die Trennung vollständig. Der Abstand beider Abschnitte beträgt eine Schuppenreihe bei *Scarus capitaneus* und *Xyrichthys cultratus*, zwei bei *X. torquatus*, *Pseudoscarus* u. a., drei bei *Anabas* (**75** c). Die Erscheinung ist namentlich häufig bei Scariden und Pomacentriden, wobei die Unterbrechung über der Schwanzwurzel liegt. Nur bei einer Blenniide von Portorico, *Gillias jordani* Everman und Marsh, finde ich sie vor der Körpermitte neben dem Hinterrande der großen Brustflosse, deren störende Wirkung offenbar die Rückbildung an der Umbiegung veranlaßt hat; ebenso erklärt sich die Lücke in der Ventrallinie von *Lepadogaster* (**75** i). Aus dem phylo- und ontogenetischen Auswachsen

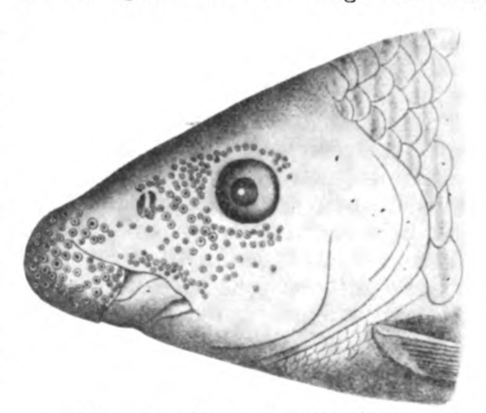


Fig. 79. Kopf der Cyprinide *Labeo dussumieri* mit flaschenförmigen Organen nach Collinge.

der Rumpflinie von vorn nach hinten wird ihre auffallende Kürze bei manchen Arten verständlich. Sie reicht unter den heimischen Fischen bei *Rhodeus amarus* nur über 5—6 Schuppen, bei *Osmerus eperlanus* (**75** a) über 8—10, bei *Leucaspius delineatus* höchstens über 12. Bei dem kalifornischen *Cottus macrops* RUTTER finde ich sie bis zur Körpermitte, bei *Chromis leucurus* GILBERT, *Gnathypops dendritica* JORDAN, manchen Pomacentriden noch etwas weiter eingezeichnet.

Die bei Cypriniden häufig beobachtete ventrale Verschiebung der Rumpflinie (**75** r Punktlinie) wurde schon erwähnt. Sie führt bei den indischen Danioninen zu einem Verlauf längs der unteren Hälfte des Schwanzes. Sehr eigenartig verhalten sich *Hemiramphus* (f), *Belone* und *Exocoetus*, indem der Kanal in ganzer Länge nahe der Ventralkante verläuft und am Unterrande des Kiemendeckels beginnt, als ob er eine Fortsetzung des Opercularastes wäre. Ich finde aber bei den beiden ersten Gattungen einen aufsteigenden Ast bis zum Hinterrande der Wurzel der Brustflosse und weiter bis zum Kopf, so daß sicher die gewöhnliche Rumpflinie vorliegt. Der Tiefseefisch *Halosaurus johnsonianus* zeigt dieselbe ventrale Verlagerung und neben der Linie viele Leuchtorgane.

Die Abbiegungen des Rumpfkanals nach oben oder nach unten bleiben nicht ohne Einfluß auf den R. lateralis vagi. Dieser selbst behält zwar seine Lage zwischen der dorsalen und ventralen Muskelportion, aber er gibt an seiner Wurzel einen R. superficialis ab, welcher den Seitenkanal begleitet und sich im Schwanz wieder mit dem Hauptnerven vereinigt (I, **555** *nl'*). Dieser R. superficialis kann einige Verstärkungen vom R. lateralis erhalten. Es geht hieraus hervor, daß die Abbiegung des Rumpfkanals erst sekundär — wie wir oben sahen, unter dem Einfluß der Brustflosse — erfolgt ist und eine Spaltung des Nerven veranlaßt hat. Mit dem R. superficialis darf nicht ein anderer Seitenzweig verwechselt werden, der ebenfalls an der Wurzel des R. lateralis abgeht und die Dorsalkante begleitet, wo er vermutlich die obere Linie der Spaltpapillen versorgt. Dieser R. dorsalis vertritt den R. lateralis trigemini (I, **555** *w*), denn er fehlt, wenn dieser vorhanden ist. Er kommt vor bei Cyprinoiden, Clupeiden, *Polypterus* u. a. Bei vielen Fischen wird jeder Nerv an der Dorsalkante vermißt.

In seltenen Fällen kommen zwei oder mehr Rumpfkanäle vor, wobei ich natürlich nicht an die erwähnten Beispiele einer Unterbrechung denke. Die philippinische Scombride *Nesogrammus piersoni* EVERMAN und SEALE (**75** m) hat eine winkelige, nach unten abgebogene Hauptlinie und verlängert sich außerdem an der Knickstelle nach hinten. Beide Kanäle vereinigen sich vor der Schwanzflosse. Innerhalb der Gattung *Caranx* (**75** t) gibt der Rumpfkanal bei manchen Arten an seiner Wurzel einen dorsalen Seitenast ab, welcher die Rückenflosse eine Strecke begleitet. Bei gewissen indischen *Cynoglossus*-Arten (g) vereinigt sich dieser Ast an der Hinterspitze des Körpers mit dem Hauptkanal und ebenso am vorderen Ende. Auf der ungefärbten Seite fehlt dieser Seitenzweig. Bei *C. quinquelineatus* findet sich noch eine dritte Linie, welche von der hinteren Vereinigung abgeht und die hinteren $^2/_3$ der Analis begleitet. Der Speziesname ist gewählt, weil die blinde Körperseite nur 2 Linien aufweist. In allen diesen Fällen handelt es sich um Seitenäste des Hauptkanals. Es gibt aber auch Teleosteer mit mehreren getrennten Rumpflinien, und zwar treten sie besonders deutlich bei den Arten mit freien Sinnesknospen hervor.

So hat *Batrachus tau* eine dorsale Längsreihe neben der Rückenflosse; darunter eine zweite Reihe, welche der gewöhnlichen Seitenlinie entspricht, und eine dritte ventrale. In der dorsalen und ventralen Linie stehen die freien Knospen, wie es nach der Abbildung von CLAPP scheint, metamer, während sie in der mittleren zerstreuter und weniger zahlreich angeordnet sind. Diese dreilinige Anordnung ist, wie am Schlusse des Abschnittes gezeigt werden wird, als eine primitive anzusehen. Zuweilen fällt eine Reihe fort, und es bleiben zwei übrig. *Lepadogaster* (**75** i) hat eine dorsale Reihe von Spalten (*dr*), welche der Rumpflinie entsprechen, und eine ventrale (vr^1, vr^2), welche mit jener nicht zusammenhängt. Der Lateralisnerv spaltet sich daher in einen oberen und einen unteren Ast (*li*). *Lepidogobius* besitzt die mittlere und die ventrale Reihe, aber jede Knospe ist durch Teilung zerfallen in mehrere, die annähernd metamere Querlinien bilden in der vorderen Rumpfhälfte. Auf eine sekundäre Vermehrung der ursprünglich in 3 Reihen stehenden Knospen deuten folgende Verhältnisse hin. GÜNTHER zeichnet den japanischen *Chirus hexagrammus* mit 4 langen Linien, von denen zwei neben der Rückenflosse über dem Hauptkanal und eine längs der Bauchkante verlaufen. Bei *Mugil* fehlt eine eigentliche Rumpflinie, aber auf vielen Schuppen kommt eine Rinne mit einem Sinnesorgan vor; und diese Rinnen ordnen sich zu Längslinien. *M. melinopterus* (**75** k) und die verwandte *Dajaus monticola* zeigen 9 derselben, andere Arten weniger.

Endlich sei darauf hingewiesen, daß die Röhrchen des Rumpfkanals sich bei vielen Labriden [*Scarus*, *Callyodon* (h), *Gomphosus*, *Cheilinus*] dendritisch verästeln und mit mehreren Poren ausmünden. Aehnliches kommt bei der indischen Clupeide *Megalops cundinga* und unserem Maifisch, *Alosa finta*, vor. Diese Aehnlichkeit mit den Haien ist natürlich als Homoiologie anzusehen. CUVIER und VALENCIENNES zeichnen dasselbe Verhalten bei *Mullus* und *Epeneus*, und bei einer Schuppe der Rumpflinie von *Mullus barbatus* finde ich tatsächlich, daß der Kanal sich gabelt und auf der einen Seite mit drei, auf der anderen mit zwei Poren sich öffnet. Diese Eigentümlichkeit wäre danach bei mindestens 3 Familien unabhängig voneinander aufgetreten.

Die **zerstreuten Lateralorgane** kommen bei den Knochenfischen als Grubenorgane (Spaltpapillen) vor, und zwar je nach den Familien in sehr verschiedener Zahl und Gruppierung. Am häufigtsen sind sie am Kopf (*Gadus*, **73** *P.O*) und begleiten die Kopflinien, von deren Sinneshügel wir sie phylogenetisch ableiten. Fig. **79** zeigt den Kopf eines indischen Cyprinoiden mit vielen flaschenförmigen Einsenkungen, deren Oeffnungen von einem Ringwall der Epidermis umstellt sind und dadurch sehr auffallen. Bei *Esox* sitzen sie neben den Nasenlöchern und hinter dem Auge, bei *Silurus glanis* in 3 Reihen hinter dem Auge. Bei *Saccobranchus fossilis* finde ich auf dem ersten Rumpfdrittel etwa 8 Querreihen von Spaltpapillen in Abständen von 3—5 Segmenten. Bei Gadiden (**73**) begleiten sie die Rückenflossen und entsprechen hier offenbar der dorsalen Primitivlinie (**87**). Sie werden versorgt vom sog. Lateralis trigemini (I, **555**, S. 589). Da ein ähnlicher Nerv die Analflossen begleitet, ist vielleicht hier eine ebensolche Reihe vorhanden, welche aus der ventralen Primitivlinie hervorgeht.

Die Amphibien besitzen immer Seitenorgane, solange sie als **Larven** oder als erwachsene Formen (*Perennibranchiata*) im Wasser leben. Sie erhalten sich vielfach in verkümmerter Form bei den aus-



gewachsenen Landbewohnern. Durch ihre freie Lagerung innerhalb der mehrschichtigen Epidermis (**80**) und ihre Innervierung am Kopf vom Facialis (teilweise auch durch den Glossopharyngeus, aber nicht durch den Trigeminus) bekunden sie primitive Verhältnisse, ebenso dadurch, daß am Rumpf meist 3 parallele Linien, wie bei Cyclostomen, vorhanden sind, welche von 3 Aesten des R. lateralis vagi versorgt werden. Diese Nerven entstehen durch Differenzierung aus dem Ectoderm, nicht durch Auswachsen. Die zuerst entstandenen Sinnesorgane können sich wiederholt teilen und so zur Bildung von Gruppen führen, wodurch die lineare Anordnung verschleiert wird (**83**). Bei *Triton* erhalten sich hingegen Reihen einzelner Organe. Bei *Menobranchus* (**81**) verlaufen die Kopflinien ganz ähnlich wie bei Fischen, da sich eine supraorbitale, eine suborbitale und eine mandibulare Reihe unterscheiden lassen. Jede setzt sich aus strichförmigen Spalten mit 2—7 Sinnesorganen zusammen. Beim Olm und beim Axolotl (**83**) sind diese Kopflinien wegen der starken Vermehrung der Organe schon weniger deutlich. Bei *Salamandra* (**82**), *Triton* und Anurenlarven ist die Anordnung der Organe ziemlich unregelmäßig, wenngleich ihre Zahl nicht sehr groß ist. Von den 3 Rumpflinien erstreckt sich die obere neben der dorsalen Mediane vom Nacken bis zum Schwanz. Die mittlere entspricht nach ihrer Lage der Seitenlinie der Fische und reicht bis zur Schwanzspitze. Die untere verläuft ventral zwischen den Wurzeln der Beine bis zur Kloake. Beim Axolotl und bei *Salamandra* ist die metamere Anordnung der Gruppen sehr deutlich (**82, 83**).

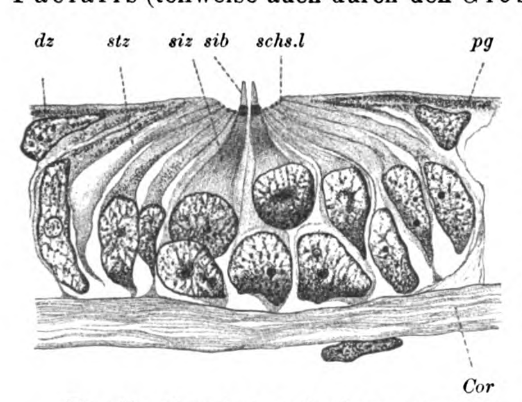


Fig. **80**. Sinnesknospe der Larve von *Salamandra maculosa* nach SCHNEIDER. *Cor* Corium, *dz* Deckzelle, *pg* Pigment, *schs.l* Schlußleisten, *siz* Sinneszelle, *sib* Sinnesborste, *stz* Stützzelle.

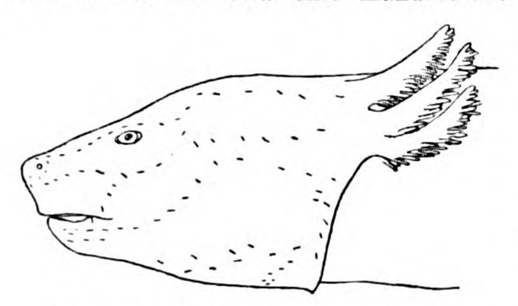


Fig. 81. Seitenansicht des Kopfes von *Menobranchus* mit Reihen von linearen Gruppen von Sinneshügeln. Nach MAURER.

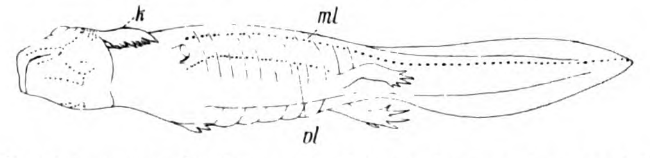


Fig. **82**. Seitenorgane der Larve von *Salamandra maculosa*, nach MALBRANC. $^{3}/_{1}$. *k* Kieme, *ml* Mittellinie, *vl* Ventrallinie.





In histologischer Hinsicht sind die Sinnesorgane der Larven rein epidermale Gebilde (**80**): die zentralen Sinneszellen enden mit einem starren Stift und werden umgeben von Stützzellen, welche die Höhe der ganzen Sinnesknospe haben und an die sich von außen mehrere Lagen von kleinen Deckzellen anschließen. Nach LEYDIG laufen die

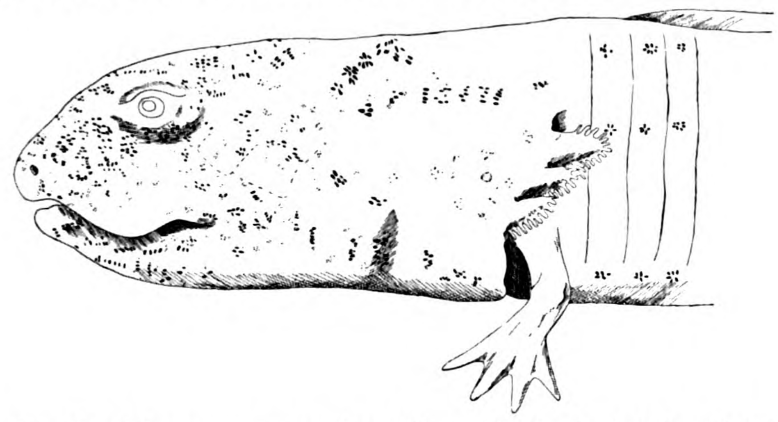


Fig. 83. Seitenorgane am vorderen Körperende des Axolotl, kombiniert nach Abbildungen von MALBRANC.

Organe von der Larve von *Salamandra* am Kopf in lange Fäden aus; es scheinen also die in **70** von einem Knochenfisch abgebildeten Gallertröhren auch hier vorzukommen. Bei den erwachsenen Perennibranchiaten sinken die Organe etwas mehr in die Tiefe, so daß sie gegen das Corium vorspringen; die Stützzellen vermehren sich stark und ver-

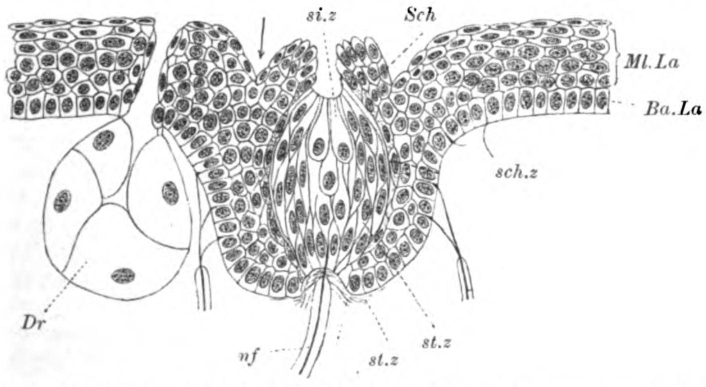


Fig. 84. Hautwarze mit in der Tiefe liegendem Sinnesorgan vom Unterkiefer des ausgewachsenen *Triton taeniatus* nach dem Winterschlaf. Nach MAURER. *Dr* Drüse, *nf* Nerv, *Sch* Scheide von Deckzellen, *si.z* Sinneszellen, *stz* Stützzellen, ↙ follikelartige Einsenkung, *Ba.La*, *Ml.La* Basal- und Mittellage der Epidermis.

hornen, wie es auch die benachbarten Deckzellen tun. Diese verhornten Zellen legen sich schützend vor die Sinneszellen, welche dadurch in die Tiefe eines engen Spalts zu liegen kommen. Dieselbe Umwandlung machen die Sinnesorgane der Salamander (**84**) durch, wenn sie ans Land gehen, wobei die Sinneszellen sich mehr oder weniger rückbilden.

Sobald aber die Tiere zur Fortpflanzungszeit wieder ins Wasser gehen, nehmen die Organe ihre ursprüngliche Beschaffenheit aufs neue an. Noch weiter geht die Rückbildung bei den Fröschen am Schluß der Metamorphose, indem die Sinnes- und Stützzellen abgestoßen werden und verhornte Epidermiszellen an ihre Stelle treten, welche häufig an die Perlorgane der Fische erinnernde Höcker bilden. Noch später verlieren sich diese, und es entstehen an Stelle der früheren Organe die sog. „Tastflecke" (vgl. S. 48), indem sich die Nerven mit den Tastzellen des Coriums verbinden. Nur bei dem fast immer im Wasser lebenden *Xenopus* (Krallenfrosch) erhalten sich die Sinnesknospen auch nach der Verwandlung als zahlreiche, etwas eingesenkte Gebilde am Kopf und in 3 Rumpflinien.

Ontogenie und Phylogenie der Seitenorgane. Die Ontogenie dieser Organe ist am besten bekannt von den Haien. Sie legen sich im engsten Anschluß an die Ganglien der Kiemenregion an, aus denen die hinteren Gehirnnerven (Vagus, Glossopharyngeus, Statoacusticus, Facialis, Trigeminus) hervorgehen. Nachdem diese Ganglien sich vom Ectoderm abgeschnürt haben, bleiben sie durch eine dorsale „laterale Verbindung" und eine mehr ventrale „epibranchiale" mit der Haut in Zusammenhang. Erstere liegt auf der Höhe der Chorda, letztere dicht über den Kiemenspalten. Die Sinneslinien einschließlich der Spaltpapillen gehen aus den Lateralverbindungen hervor, indem das Ectoderm sich an diesen Stellen verdickt. Bei *Spinax*, wo

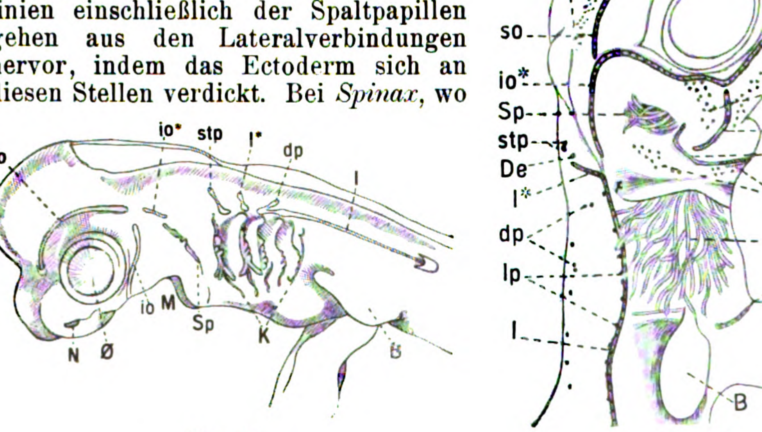


Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. Seitenansicht eines 23 mm langen *Spinax*-Embryos, $^8/_1$. Fig. 86 von 29 mm, $^{40}/_1$. Nach Ruud. *ba* Anlage der Buccalisampullen, *dp* dorsale Spaltpapillen, *io* Anlage des Suborbitalkanals, *io** dessen oberer Abschnitt, der hier individuell abgetrennt ist, *hm* Anlage des Hyomandibularkanals, *hmp* dessen Spaltpapillen, *hma* dessen Ampullen, *l* Anlage der Rumpflinie, *l** Occipitalkommissur, *lp* laterale Spaltpapillen, *so* Anlage des Supraorbitalkanals, *so** dessen ventraler Abschnitt, *soa* benachbarte Ampullen, *stp* supratemporale, *vp* ventrale Spaltpapillen, *B* Brustflosse, *Bl* Dotterblasengang, *De* Ductus endolymphaticus, *G* Kiemenfäden, *M* Mund, *N* Nase, *Sp* Spritzloch, θ Auge. Fig. 85 ist ohne *hm*, weil die Anlage mehr ventral liegt.

die Verhältnisse am genausten untersucht sind, finden wir auf frühen Stadien (85) die Rumpflinie (*l*), die Supra- (*so*), die Suborbital- (*io*) und die Mandibularlinie (in 85 nicht sichtbar, weil mehr ventral gelegen) als solche getrennte Verdickungen. Vor *l* liegen noch zwei zur Rumpflinie gehörige Knoten und unmittelbar darüber drei kleine Ver-

dickungen (*dp*, *stp*), aus denen später Spaltpapillen werden. In **86** haben sich die Leisten verlängert und einander genähert; die Sinneshügel sind schon angedeutet. Von der Rumpflinie haben sich zwei Längsreihen von Ectodermverdickungen abgeschnürt (*lp*, *dp*), welche zu Spaltpapillen werden, und neben den Kopflinien, aber ganz unabhängig von ihnen, sind viele kleine Knoten (*soa*, *ba*, *hma*) aufgetreten, welche zu den Ampullen auswachsen. Die Rumpflinie wächst nach hinten aus. Bei einem Knochenfisch, *Batrachus tau*, zeigt die Ontogenie in einer Hinsicht ein sekundäres Verhalten, indem die erste Anlage der Seitenorgane als eine Ektodermverdickung der Labyrinthregion auftritt, die dann nach vorn zu den Kopfstreifen, nach hinten zum Rumpfstreifen auswächst. Sie liegt in der unteren Epidermis und erweitert sich in jedem Segment zu einer Knospe. Der Zellstreifen jener Verdickung zwischen den Knospen sinkt in die Tiefe und verbindet alle freien Sinnesorgane einer Linie guirlandenartig. Diese Erscheinung ist auch bei anderen Fischen (*Gobius*, *Leptocephalus*) beobachtet worden und hängt wohl mit der Entstehung der zugehörigen Nerven zusammen. Berücksichtigt man diese ontogenetischen Verhältnisse und die vergleichend-anatomischen Ergebnisse, so hält es nicht schwer, den phyletischen Weg der Seitenorgane aufzuzeigen. Der Präcraniot (vgl. I, S. 488, 573) war ein pelagisch lebendes, metamer gebautes Geschöpf, dessen Vorderende I, **551**, S. 580 theoretisch rekonstruiert wurde. Wir nehmen an, daß es freie Sinneshügel am Kopf und am Rumpfe besaß, die mehr oder weniger metamer in drei Längsreihen so angeordnet waren, wie es **87** darstellt. Die oberste (d^1) ging vorn in eine Supraorbitallinie über, diejenige darunter (d^2) in die Suborbitallinie, während die Ventrallinie (*v*) sich bis zum Unterkiefer ausdehnte. Diese Sinnesorgane orientierten das Tier über Stärke und Richtung der Wasserströmungen, und da es mit dem Kopfe voran schwamm, so ist anzunehmen, daß sie hier in Anpassung an den Reiz zuerst auftraten, und sich im Laufe der Stammesgeschichte weiter nach hinten ausdehnten. Solche rheotaktische Sinnesknospen mögen anfänglich am Kopf auch für gewöhnliche Berührung oder chemische Riech- oder Schmeckreize empfänglich gewesen sein, da ja schon der *Amphioxus* solche Organe in großer Menge auf den Cirren hat. Die Riechgruben werden aus ihnen vorn am Kopf hervorgegangen sein, wie weiter nach hinten aus einem vergrößerten Grubenorgan das Labyrinth (**87** *St*) wurde. Uns interessiert hier nur das Schicksal jener drei Reihen von rheotaktischen Papillen, die sich vom Kopf aus auf den Rumpf ausdehnten, indem caudalwärts neue Knospen auftraten. Die mittlere Reihe war den Reizen der Wasserbewegung am stärksten ausgesetzt, weil sie am weitesten nach außen von der Mediane verläuft, während die dorsale und ventrale Reihe durch den kontinuierlichen Saum der Rücken- und Analflosse etwas geschützt waren. Daher wurde die mittlere Reihe zum eigentlichen Rumpfkanal, während die anderen beiden bei den meisten Klassen auf dem Stadium der freien oder eingesenkten Einzelknospen stehen blieben.

Die Verhältnisse der Cyclostomen (**61**) lassen sich leicht auf die Urform zurückführen, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß durch die halbparasitische Lebensweise die Seitenorgane rückgebildet wurden, wie wir dies früher (I, S. 573, 574) schon für das Gehirn feststellten. Das Fehlen derselben einschließlich des R. lateralis X bei *Myxine* ist nichts Primäres. Die Rückbildung beginnt an den jüngsten phyletischen

Stadien, schreitet also von hinten nach vorn vor; daher besitzt *Bdellostoma* (*D*) die Sinnesknospen nur am Kopf. Für die Präselachier müssen wir einen Zustand annehmen, der sich kaum von demjenigen der Präcranioten unterschied, woraus sich die primitiven Verhältnisse der Amphibien (**80—84**) erklären: freie oder wenig eingesenkte Sinnesknospen, 3 Rumpflinien und die häufig noch deutliche Metamerie. Die Organe haben sich aber häufig vermehrt, so daß sie in Gruppen auftreten. Bei den Dipnoern zeigen *Lepidosiren* und *Protopterus* wenigstens an der Rumpflinie noch den ursprünglichen Zustand der freien Knospen. Wenn sich daraus am Kopfe dieser Arten und bei *Ceratodus* am Kopf und Rumpf der höhere Zustand der Kanäle entwickelt hat, so liegt hier wieder ein schönes Beispiel von Homoiologie mit Selachiern, Ganoiden und Teleosteern vor, die sich am Stammbaum nach einer ganz anderen Richtung abgespalten haben. Die oben (S. 65) gegebene Uebersicht zeigt, daß innerhalb dieser 3 Klassen die wichtigsten Etappen: freie Hügel, Rinnen, Kanäle meist noch bei verschiedenen Arten im ausgewachsenen Zustande vorkommen. Nur die

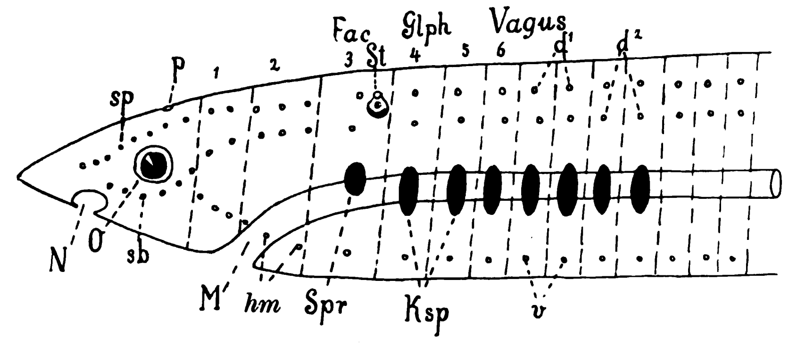


Fig. 87. Schema der Seitenorgane des hypothetischen Präcranioten. d^1, d^2 Dorsallinien freier Sinnesknospen, welche sich vorn in die Supra- (*sp*) und Suborbitallinie (*sb*) fortsetzen, *v* Ventrallinie, welche nach vorn die Hyomandibularlinie (*hm*) bildet, *Ksp* Kiemenspalten. *M* Mund, *N* Nase, *O* Auge, *P* Parietalauge, *St* Statocyste, *Fac* Facialis, *Glph* Glossopharyngeus.

erste fehlt bei Selachiern und Ganoiden. Nicht selten trifft man an demselben Tier am Rumpf die primitiven, am Kopf die höheren Stadien an; so zeigt *Lepadogaster* (**75i**) am Rumpfe noch 2 Linien von eingesenkten Sinnesknospen (*dr*, *vr*), am Kopfe Kanäle, und dasselbe gilt für *Lepidosiren* und *Protopterus*. *Chlamydoselachus* hat am Rumpfe eine offene Rinne, am Kopf Kanäle. Die Kanäle sind durch Verschmelzung der eingesenkten Sinneshügel hervorgegangen. Bei *Spinax* kommt dieser Vorgang in der Ontogenie nicht ganz rein zum Ausdruck, indem zwischen den tief eingesenkten Hügeln sich ein Ectodermstrang nach innen abschnürt und später sich aushöhlt und mit den Sinnesorganen verwächst. Es liegt also eine leichte Cänogenese vor. Die drei Kopflinien waren ursprünglich getrennt, wie ja auch ihre Fortsetzungen auf den Rumpf dauernd so bleiben, abgesehen von vereinzelten Ausnahmen. Daher treten sie ontogenetisch (**85**, **86**) als isolierte Bildungen auf und bleiben zuweilen auf dieser Stufe stehen (**75i**). Die nahe beieinander liegenden Supra- und Suborbitalkanäle verschmelzen zuerst, während der ventrale Hyomandibularkanal häufig von der Verschmelzung aus-

geschlossen bleibt: *Mustelus*, *Acipenser*, *Polypterus*, *Esox*, *Gadus virens* (**73**), *Cottus gobio*, *Callichthys* u. a. Die Stammform, welche sich nach der einen Seite zu den Selachiern, nach der anderen zu Ganoiden und Knochenfischen entwickelte, muß noch auf dem Stadium der freien Knospen gestanden haben, da diese bei den letztgenannten so häufig sind. Die Umwandlung in Rinnen und später in Kanäle ist also unabhängig in den 3 Klassen und ferner bei den Lungenfischen eingetreten (Homoiologie), weil es der gegebene Weg zur Erhöhung der Leistungsfähigkeit war. Nach der Verschmelzung der Einsenkungen konnten sich die Knospen durch Teilung enorm vermehren, und die Kanäle gewährten Schutz. Die Selachier haben drei weitere Vervollkommnungen erworben, die Zahl der Poren wird sehr vergrößert, wodurch um so mehr Druckreize nach innen geleitet werden; sie sitzen auf oft sehr langen Seitenröhren, wodurch aus einer schmalen reizaufnehmenden Linie eine breite Fläche wird, und endlich entwickeln sie in den Ampullen besondere Sinnesapparate, die vielleicht zur Beurteilung der Druckdifferenzen in verschiedenen Tiefen dienen, da die Selachier keine in dieser Beziehung verwertbare Schwimmblase besitzen. Den von ihnen sich ableitenden SAVIschen Bläschen der Zitterrochen möchte ich die Bedeutung zuschreiben, den Druck des Sandes beim Sich-eingraben wahrzunehmen, damit die Tiere immer in oberflächlicher Lage bleiben. Ontogenetisch treten die Ampullen zwar als selbständige Bildungen auf, aber phylogenetisch werden sie durch Abspaltung von den ihnen benachbarten Sinneslinien (**63**, **86**) hervorgegangen sein. Die Supraorbitallinie setzt sich bei den Selachiern nach hinten fort in die dorsale Reihe der Grubenorgane oder Spaltpapillen (**63**, **86** *stp*, *dp*), die bei *Chimaera* (**64** D) wieder sich vermehrt haben. Dasselbe gilt für manche Ganoiden, unter denen *Amia* eine, *Polypterus* zwei dorsale Reihen von Grubenorganen aufweist, und Teleosteer (**75** i, *dr*). Die Neigung zu Teilungen geht auch daraus hervor, daß bei *Spinax* dicht über der Rumpflinie eine neue Reihe (*lp*) von Spaltpapillen aufgetreten ist. Die ursprüngliche Ventrallinie (**87** *v*) ist bei Selachiern nur noch in Spuren (**86** *vp*) angedeutet. Auch bei Knochenfischen (Gobiiden, *Batrachus*, *Lepadogaster* kommt sie als Linie freier Hügel gelegentlich vor. Die ventrale Rumpflinie von *Belone*, *Pelecus* (**75** b, f) u. a. beruht, wie oben gezeigt wurde, auf Verschiebung der Mittellinie. Nur bei *Caranx* (**75** t) und *Cynoglossus* (g) kommt meines Wissens bei Knochenfischen ein zweiter dorsaler Kanal vor. Der bei *C. quinquelineatus* beobachtete dritte längs der Ventralkante hat, wie es scheint, mit der ursprünglichen Ventrallinie nichts zu tun, sondern ist ein Ast der Mittellinie, da er sich nur am hinteren Körperende befindet. Ganoiden und Teleosteer vervollkommnen sich noch nach einer neuen Richtung, durch Bildung freier nichtlateraler Sinneshügel, die namentlich bei den letzteren sich über den ganzen Körper ausbreiten.

Endlich sei noch betont, daß die Seitenorgane in hohem Maße zugunsten der lamarckistischen Auffassung sprechen. Sie treten ursprünglich nicht überall auf, obwohl bei hochdifferenzierten Selachiern (**65**) die Poren regellos sich ausbreiten können, sondern sie entsprechen Reizlinien: an dem meist horizontal schwimmenden oder im Wasser stehenden Fisch flutet das Wasser von vorn nach hinten entlang, daher die horizontale Anordnung der Sinnesknospen und ihre Ausbreitung von vorn nach hinten, die natürlich außerdem von den dem Wirbeltier-



körper anhaftenden Gesetzen der bilateralen Symmetrie und der Metamerie beherrscht werden. Man wird freilich zugeben müssen, daß sich die weitere Entwicklung, nämlich das Einsinken der Knospen unter die Haut und der Verschluß der Rinnen oder Gruben zu Kanälen nur durch Selektion erklären läßt, desgleichen das Auftreten von Schleimdrüsen, deren Sekret den Wasserdruck weiterleitet zu den Sinnesknospen. Durch die Einwanderung nach innen rücken diese von der Reizursache, dem fließenden Wasser fort, also versagt hier der Lamarckismus. Die Seitenorgane erreichen den höchsten Grad von Komplikation (65) bei den Rochen, obwohl sie träge Schwimmer sind, denn diese Ordnung stellt einen phyletischen Endzweig dar, und da die Organe für sie nicht bedeutungslos waren, ist die Differenzierung nicht zum Stillstand gekommen. Umgekehrt fehlt am Rumpfe des brillant schwimmenden Herings eine Seitenlinie, was, wie S. 77 angedeutet wurde, vermutlich auf sekundärer Rückbildung beruht. Es zeigt sich hier, wie überall in der Tierwelt, daß ein Verständnis der Unterschiede ohne descendenztheoretische Betrachtungen nicht zu gewinnen ist. Aus den biologischen Verhältnissen der Gegenwart allein ergibt es sich nicht. Die hier vertretenen Ansichten über die Phylogenie der Seitenorgane passen gut zu dem früher (I, S. 573) gegebenen Stammbaum der Wirbeltiere und können daher als eine Bestätigung desselben gelten.

IV. Kapitel.

Gleichgewichtserhaltung und Schwerkraftorgane.

A. Erhaltung der Körperstellung ohne Schwerkraftorgane.

Die Tiere nehmen überwiegend eine bestimmte Stellung im Raum ein; sie kehren meist die Bauchseite der Unterlage zu und den Rücken von ihr ab. Die für ein Tier charakteristische Normalstellung wird auch als Gleichgewichtsstellung bezeichnet, weil sie meist eingenommen wird in der Ruhe, wenn das Tier sich im physikalischen Gleichgewicht befindet. Diese Bezeichnung kann leicht irre führen. Wenn ein Flußkrebs oder ein Seestern auf dem Rücken liegt, so befindet er sich im stabilen Gleichgewicht. Die normale Stellung ist aber diejenige, bei der die Unterseite dem Boden zugekehrt ist. Betrachten wir die normalen Stellungen der Tiere rein physikalisch, so zeigt sich, daß sie sich, wie die toten Körper, im indifferenten oder im stabilen oder im labilen Gleichgewicht befinden. Indifferent ist das Gleichgewicht der im Wasser schwebenden Planktontiere, denn ihr Gewicht wird durch den Auftrieb des Wassers gerade aufgehoben. Hierher gehören Radiolarien, Heliozoen, *Globigerina*, *Noctiluca*, viele Medusen und Ctenophoren, pelagische Larven u. a. Hilfsmittel der verschiedensten Art



(sehr wasserreiche Gewebe oder Zellen, Oel- und Fettropfen, Vergrößerung der Oberfläche durch Pseudopodien oder Stacheln) dienen dazu, das spezifische Gewicht des Körpers dem des Wasser gleich zu machen. Bei Tieren mit stabilem Gleichgewicht wird der Körper nur durch die Schwerkraft eingestellt, und der Schwerpunkt des Körpers liegt dabei, wenn sie im Wasser oder in der Luft schweben, unter dem Stützpunkt. Bei zahlreichen Tieren ist diese Haltung zugleich die normale. Bei allen Fliegern (Insekten, Vögeln, Fledermäuse) sind die Flügel so hoch angebracht, daß der Körper unter der Tragfläche hängt. Das Gleiche gilt für die mit flugähnlichen Bewegungen der Fühler im Wasser hüpfenden Daphnien. Die Larve der Mücke *Corethra plumicornis* schwimmt stets horizontal im Wasser, mit dem Rücken nach oben, weil der Körper getragen wird von je einem Paar dorsaler, am Thorax und am hinteren Körperende gelegener lufthaltiger Tracheenblasen. Der Gelbrandkäfer (*Dytiscus*) schwimmt mit dem Rücken nach oben, weil die Luft unter den Flügeldecken festgehalten wird. Einige Wassertiere sind „Rückenschwimmer" und nehmen diese Haltung wegen der Lage ihres Schwerpunkts auch im toten Zustand ein; so unter den niederen Krebsen *Branchipus* und *Tanymastix*, unter den höheren die Garnele *Lysmata seticaudata*. Wie weiter unten für *Branchipus* gezeigt wird, können dabei auch optische Reize mitspielen. Bei der Rückenschwimmerwanze (*Notonecta*) unserer Gewässer treffen wir diese Stellung nicht nur wegen der dorsalen Lage des Schwerpunkts an, sondern auch weil die zum Atmen nötige Luft an den Bauchhaaren haftet. Ist der Tierkörper von links nach rechts stark zusammengedrückt, so muß er mit einer Seite aufliegen. Bei Amphipoden und beim *Amphioxus* liegt das Tier bald auf der linken, bald auf der rechten Seite. Die Kammuscheln (*Pecten*) aber liegen fast stets auf der rechten, zuweilen vertieften Schale, und bei den Plattfischen ist, je nach der Art, bald die rechte (75 g, n), bald die linke, die dem Boden aufliegende, blinde und ungefärbte Seite. Bei diesen Formen ist also der Körper sehr asymmetrisch geworden (vgl. I, S. 138), indem die eine Seite zur Unterseite geworden und als solche besonders eingerichtet ist. Die Anpassung hat dann auch die inneren Organe beeinflußt. Wird eine Kammuschel auf die linke Seite gelegt, so dreht sie sich nach einiger Zeit um die Querachse in die natürliche Stellung zurück. Dieser „Umkehrreflex" scheint vom Visceralganglion auszugehen. Einige Geschöpfe befinden sich im labilen Gleichgewicht und können ihre natürliche Stellung nur dadurch aufrecht erhalten, daß sie durch statische Sinnesapparate auf die Muskeln einwirken. Sie balancieren also beständig, entweder weil der Schwerpunkt stark gegen den Rücken verschoben ist (viele Fische) oder weil sie nur auf 2 Beinen mit schmaler Fußfläche gehen (Vogel, Mensch). Da dieses Balancieren während des Schlafes unmöglich oder erschwert ist, so finden wir beim Menschen und vielen Vögeln eine besondere Schlafstellung, die bei vielen Säugern auch aus anderen Gründen der Wärmeökonomie und des Ruhebedürfnisses der Muskeln vorkommt.

Die im Vorstehenden geschilderte rein physikalische Betrachtungsweise genügt vielfach nicht, um die Besonderheiten der Körperhaltungen zu verstehen, sondern es müssen biologische Gesichtspunkte herangezogen werden. Wir können in dieser Hinsicht unterscheiden Tiere ohne bestimmte Körperhaltung und solche mit einer bestimmten Normalstellung. Zu den ersteren gehören viele

Planktonschweber, welche bald mit diesem, bald mit jenem Körperpole nach oben oder unten gekehrt sind, da sie allseitig von den gleichen Lebensbedingungen umgeben werden. Für die kugeligen Radiolarien, Heliozoen u. a. ist dies von selbst einleuchtend, es gilt aber auch für viele Medusen, Larven und Salpen. Zeigt das Tier eine Normalstellung, so kann sie, wie wir eben sahen, rein physikalisch bedingt sein. In den meisten Fällen aber kommt sie zustande unter dem Einfluß statischer Sinnesapparate, welche sehr verschiedener Art sein können, woraus es sich erklärt, daß manchmal nahe Verwandte in dieser Hinsicht verschieden organisiert sind. Der von ihnen empfundene Reiz wird zu den Nervenzentren geleitet und löst hier bestimmte Muskelreflexe aus. Am häufigsten sind die Schwerkraftorgane (Statocysten u. dgl.) vorhanden, welche weiter unten ausführlich besprochen werden. Wenn solche fehlen oder auch häufig zusammen mit ihnen, erfolgt die Raumorientierung durch das Tastvermögen, durch das Auge oder auch durch eine allgemeine Lageempfindung. Bei vielen niederen Tieren (*Hydra*, Actinien, Seesterne, Schlangensterne, viele Holothurien, Regenwürmer und andere Würmer, Chiton) hat die Fußscheibe oder Unterseite das Bestreben, mit der Unterlage in Berührung zu sein. Wird das Tier aus dieser Normalstellung gebracht, so dreht es sich so lange hin und her, bis sie wieder eingenommen ist. Das Tastvermögen der Unterseite dient also hier als statischer Apparat. — Bei manchen Wassertieren löst das Auge einen „Lichtrückenreflex“ aus, d. h. der Rücken wird stets dem Lichte zugekehrt, und nur bei Beleuchtung von unten schwimmen sie auf dem Rücken. Hierher gehören viele pelagische Organismen (*Phronima*-, *Squilla*- und Decapodenlarven unter den Krebsen, *Alciopa* unter den Ringelwürmern) und von Süßwasserbewohnern die Daphnien und Larven von *Dytiscus*, Libellen und Ephemeriden. Bei *Branchipus* finden wir einen Lichtbauchreflex, und zwar durch Vermittlung des Stirnauges, denn bei Beleuchtung von unten schwimmen sie auf dem Bauch, während sie bei der gewöhnlichen Belichtung von oben die Rückenlage einnehmen. Wird das Stirnauge entfernt, so bleiben sie meist in der Rückenlage bei Beleuchtung von unten trotz der beiden Fazettenaugen; werden allein die letzteren entfernt, so wird die Rückenlage bei Belichtung von oben beibehalten. Die Rückenlage wird zunächst durch die Lage des Schwerpunkts, also durch die Körperform, bedingt, denn sie wird auch eingenommen bei Belichtung des lebenden Tiers von oben und unten und vom toten. Das Medianauge ist aber so daran gewöhnt, das Licht von oben zu empfangen, daß es den Körper umdreht bei Unterlicht. Das Licht wirkt also stärker ein als die Schwere. — Außer durch das Tastvermögen, das Auge und die gleich zu besprechenden Statocysten scheinen manche Tiere noch in einer anderen, nicht näher bekannten Weise über ihre Lage im Raum orientiert zu werden. Eine solche allgemeine Lageempfindung wird vielleicht durch den Druck der Eingeweide, die Stellung der Gelenke, die Spannung der Muskeln u. dgl. vermittelt. Der Mensch weiß auch bei geschlossenen Augen, in welcher Lage sich seine einzelnen Gelenke befinden, ob der kleine Finger gerade oder gekrümmt ist, der Arm nach vorn oder nach der Seite gehalten wird. Die Pacinischen Körper in den Gelenkkapseln und die freien Nervenendigungen zwischen den Muskelfasern bewirken wahrscheinlich diese Empfindung. Ein Flußkrebs, welcher in diffusem Licht nach Entfernung der Statocysten an einem Stab schief im Wasser gehalten wird (88),



stellt seine Augen, Fühler und Beine nicht einfach nach der Schwere ein, sondern hält sie so, als ob er auf einer geneigten Unterlage sich bewegte. Eine *Palaemon*-Garnele, welcher die Augen und die Statocysten genommen sind, kann einige Zeit nach der Operation wieder richtig schwimmen. Dasselbe gilt für eine mit Asphaltlack geblendete *Squilla mantis*, einem Krebs, welcher keine Statocysten besitzt. — Aus diesen Angaben geht hervor, daß bei vielen Tieren mehrere Sinnesorgane für die Gleichgewichtserhaltung tätig sind. Ein Tintenfisch und ein Flußkrebs bewegen sich auch ohne Statocysten ziemlich normal, wenn sie den Boden berühren oder ihre Augen gebrauchen können. Wenn Statocysten vorhanden sind, so scheinen von diesen die stärksten Reflexe auszugehen: wird z. B. eine *Mysis* oder ein *Palaemon* von unten beleuchtet, so tritt die Umkehr in die Rückenlage beim Schwimmen nicht ein, wenn nur eine Statocyste vorhanden ist.

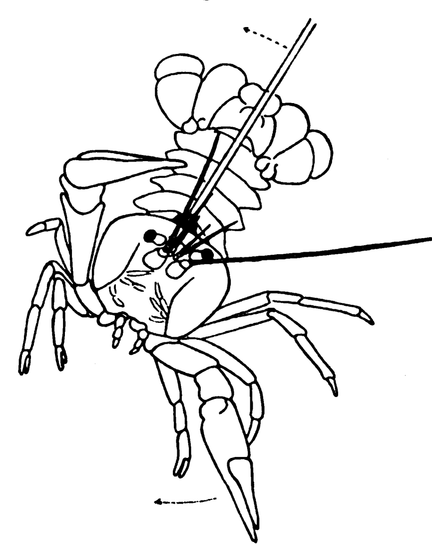


Fig. 88. Lagereflex eines normalen, schiefgestellten Flußkrebses. Nach KÜHN. Der Pfeil unten deutet die Richtung der Ruderbewegungen an.

B. Gleichgewichtserhaltung durch Schwerkraftorgane bei wirbellosen Tieren.

a) Bau derselben. Diese Organe werden Schwere-Sinnesapparate genannt, weil in ihnen die Anziehung der Erde auf bewegliche Kalkkörper oder andere schwere Elemente einwirkt und sie bald nach dieser bald nach jener Richtung fallen läßt, wodurch ein Reiz auf Sinneszellen ausgeübt wird. Wir finden daher im allgemeinen zwei Sorten von Zellen, die Sinneszellen und die Mutterzellen der der Schwerkraft folgenden Reizkörper. Jedoch ist es nicht ausgeschlossen, wenn auch nicht wahrscheinlich, daß in einigen Fällen, z. B. bei den dem Gehirn anliegenden Konkrementmassen der Turbellarien, die Sinneszellen selbst die Reizkörper produzieren. Die Reizkörper bestehen meist aus kohlensaurem Kalk mit einer organischen Grundsubstanz, bei den Rhizostomen (Quallen) jedoch aus schwefelsaurem Kalk, und bei den *Mysis*-Krebsen aus einem organischen Kern mit einer geschichteten Hülle von Fluorcalcium. Man nennt sie Statolithen oder, wenn sie in großer Zahl auftreten, Statoconien. Ihre Mutterzellen, die Lithocyten, beherbergen sie entweder in ihrem Innern oder scheiden sie nach außen hin ab. Sie werden bei einigen Gruppen durch andere Elemente ersetzt, so bei einigen Anneliden, Muscheln und bei decapoden Krebsen durch aufgenommene Fremdkörper (Sand u. dgl.), bei Seewalzen (*Synapta*) durch erhärtete Zellen, bei Ephemeriden durch einen Chitinballen und bei der Wasserwanze (*Nepa*) durch Luftblasen, welche der Schwerkraft entgegen unter Wasser nach oben steigen. Bei den geotropischen Pflanzenwurzeln finden wir dasselbe Prinzip, aber bei

ihnen sind es die Stärkekörner, welche den Reiz ausüben. Bei den Taschenkrebsen fehlen Statolithen, und die Sinneshaare selbst sitzen gelenkig auf und nehmen, je nach der Körperhaltung, eine verschiedene Lage ein.

Die Schwerkraftorgane treten in drei verschiedenen Formen auf, welche immer die Tendenz haben, sich auf einer höheren phyletischen Stufe von der Außenwelt abzuschließen.

1. Als Klöppelorgane haben sie die Form eines herabhängenden, hin und her schwingenden Tentakels. So bei Trachymedusen (**95**), Narcomedusen, Scyphomedusen (**96**), Ascidienlarven (**117**), Seeigeln (**99**). Dabei kann der Klöppel frei oder in einer blasenartigen Umhüllung liegen (**95**). Er enthält in dem distalen Gewebe die der Schwere folgenden Elemente. Bei Krabben finden wir statt eines Klöppels überhängende Haare.

2. Der oder die Reizkörper befinden sich in einer offenen Einsenkung (Statocrypte). So bei Leptomedusen (**92**), Ctenophoren (**98**), *Arenicola* (**102**), bei decapoden Krebsen (**122**) und manchen Mollusken (*Nucula* und andere primitive Muscheln, Cephalopoden). Ist der Eingang zur Crypte weit, so muß der Reizkörper irgendwie befestigt sein, damit er nicht verloren geht. So liegt er bei Leptomedusen in der ihn erzeugenden „Lithocyste" (**92**), und bei Ctenophoren (**98**) ist er an den Sinnesborsten befestigt, ein Prinzip, das in der Natur vielfach wiederkehrt, z. B. bei den Maculae des Labyrinths der Wirbeltiere.

3. Der oder die Reizkörper liegen in einer geschlossenen Blase (Statocyste): *Synapta* (**100**), die meisten Mollusken (**108, 109**) u. a. Dieses Stadium geht immer aus dem vorigen ontogenetisch hervor, und von näher Verwandten hat oft die eine Art offene, die andere geschlossene Statocysten. Die der Schwere folgenden Reizkörper bestehen in den Statokrypten häufig aus von außen aufgenommenen Fremdkörpern, namentlich aus Sandkörnern (**102**), hingegen in den Statocysten aus vom Epithel derselben erzeugten Statolithen.

Da die Klöppelorgane nicht selten in einer Vertiefung (**95** B) oder in einer geschlossenen Blase (**95** C) liegen, so kann man alle Schwerkraftsorgane auch einteilen in 1) freie, 2) Statokrypten, 3) Statocysten. Die Klöppelorgane haben aber solche Eigenheiten, daß mir obige Klassifikation praktischer erscheint.

Dazu kommen noch einige statische Organe von besonderer Bauart bei Insekten, wie z. B. das PALMENsche Organ der Ephemeriden (**128**) und die „falschen Stigmen" der Wasserwanzen.

b) Die Funktion der Schwerkraftorgane ist bei den verschiedenen Gruppen so verschiedenartig, daß sie nicht einfach mit der Bezeichnung als Gleichgewichtsorgane erschöpft wird. Für manche Abteilungen ist ihre Bedeutung gar nicht oder ungenügend erforscht. Diese Organe sind seit langer Zeit bekannt von Medusen und Krebsen. Man hielt sie früher für Gehörorgane und sprach daher von Otocysten und Otolithen. So erklärt es sich z. B., daß die gemeine Qualle der Ostsee „Ohrenqualle", *Aurelia aurita*, genannt wird. Durch Exstirpationsversuche wurde später festgestellt, daß sie bei Krebsen und anderen Tieren eine wichtige Rolle in der Gleichgewichtserhaltung spielen. Neue Untersuchungen haben gezeigt, daß ihre Bedeutung noch vielseitiger ist und sich nach drei Richtungen äußern kann. Ganz allgemein scheinen sie auf die Spannung (Tonus) der Muskeln und damit auch auf die Bewegungsfähigkeit des Körpers einzuwirken. Bei



den meisten Bilaterien orientieren sie das Tier über seine Stellung oder Lage zur Erde, über den Gegensatz von oben und unten, und bedingen dadurch seine gewöhnliche Körperhaltung. Bei solchen Geschöpfen dienen sie als Balanceorgane, weil die Normalstellung durch die Tätigkeit der Muskeln im labilen Gleichgewicht aufrecht erhalten wird und nicht einfach aus der Gestalt und der Lage des Schwerpunkts sich ergibt. In einigen Gruppen sind sie zu Richtungsorganen geworden, welche unter gewissen Umständen die Tiere zwingen, sich in einer bestimmten Richtung zu bewegen. Bei Medusen ist ihre Bedeutung noch nicht ganz klar. Bei einigen von ihnen (*Cassiopea, Aurelia*) hat die Entfernung der Schwerkraftorgane eine Lähmung zur Folge, so daß sie Bewegungszentren in dem Sinne sind, daß die Erregung ihrer Sinneszellen zu den Muskeln der Glocke geleitet wird und ihre Kontraktion veranlaßt (s. S. 10 u. 104). Bei den Ctenophoren hat sich ein Einfluß auf die Rhythmik der Flimmerplättchen nachweisen lassen. Bei den Bilaterien scheint jede Statocyste auch in der Ruhe einen Reiz vornehmlich auf den Tonus der Muskeln ihrer Körperseite auszuüben. Indem beide Seiten gleich beeinflußt werden, entsteht die Normalstellung. Wird aber das Organ auf einer Seite entfernt, so entstehen Störungen, welche sich in reflektorischen Stellungen, in Drehungen nach der operierten Seite und sonstigen abnormen Bewegungen äußern. Diese bringen den Körper vielfach wieder in die Normalstellung, und in solchen Fällen sind also die Statocysten Balance- und Steuerorgane. Wird ein normaler Flußkrebs an einem auf den Rücken gekitteten Stab schief gehalten, so führen die Gangbeine der geneigten Seite Ruderbewegungen aus, die der anderen werden gehoben (88), und die Fühler und Augen-

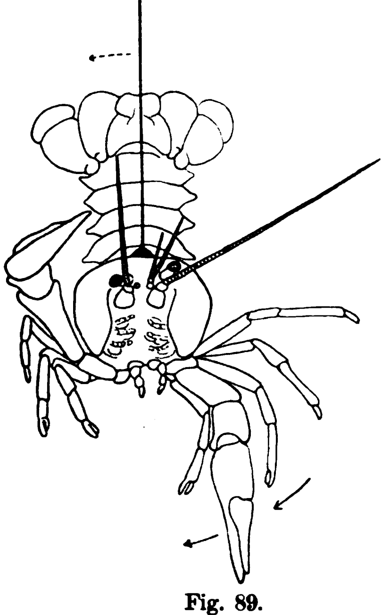


Fig. 89.

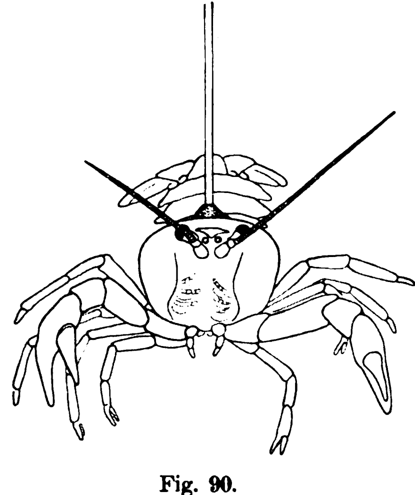


Fig. 90.

Fig. 89. Astacus ohne rechte Statocyste, gerade aufgehängt, mit Lagereflex der linken Statocyste. Nach Kühn.

Fig. 90. Flußkrebs ohne Statocysten, welcher an einem Stabe befestigt und schief geneigt ist. Er zeigt keinen Lagereflex. Nach Kühn.

stiele nehmen eine Kompensationsstellung ein. Dieser Reflex ist zweckmäßig, denn der in dieser Lage zufällig befindliche Krebs wird durch solche Bewegungen in die normale Haltung zurückkehren. Derselbe Lagereflex tritt ein, wenn ein einseitig operierter Krebs (**89**) gerade aufgehängt wird. Bei gerader Haltung des normalen Tieres heben sich demnach die beiden Statocysten in ihrer Wirkung auf. Sobald aber eine durch Schrägstellung (**88**) stärker gereizt wird als die andere, oder wenn nur eine vorhanden ist, so tritt der Reflex ein. Cephalopoden und Heteropoden drehen sich nach Verlust einer Statocyste beim Schwimmen um die Längsachse. Bei Schizopoden und manchen decapoden Krebsen treten erhebliche Störungen beim Schwimmen erst ein, wenn beide Statocysten und die Augen entfernt werden, denn auch diese spielen eine große Rolle bei der Orientierung. Es genügt eine Statocyste, um auch ohne die Augen das Gleichgewicht zu erhalten, und selbst ohne Augen und Statocysten lernt ein *Palaemon* nach einiger Zeit wieder richtig schwimmen, ein Beweis, daß außer jenen Sinnesorganen ein allgemeiner Lagereflex die Körperstellung bedingt. Beim Flußkrebs wirken bezüglich der Körperhaltung am stärksten die Tastreize, dann die Statocystenerregungen und am schwächsten die optischen Eindrücke. Andere Decapoden verhalten sich einfacher. *Penaeus* orientiert sich nur mit Hilfe der Statocysten, *Lysmata* schwimmt auf dem Rücken, weil der Schwerpunkt in ihm liegt, wieder andere Gattungen ohne Statocysten (*Virbius, Phronima*) erhalten ihre Lage nur durch die Augen (vgl. S. 124). Alle solche Schwimmer mit Statocysten nehmen für gewöhnlich eine solche Haltung ein, daß der Statolith der Ventralfläche des Sinnesorgans aufliegt, also die Bauchseite dem Boden zugekehrt wird. Nur die Heteropoden und einige Krebse (*Branchipus*) schwimmen umgekehrt mit der Ventralseite nach oben (I, **341**, S. 351). Kreidl konnte durch einen sehr instruktiven Versuch zeigen, daß der Statolithendruck die Reaktion auslöst. Bei der Häutung werfen die höheren Krebse die Sandkörner ihrer Statocysten mit der alten Chitincuticula nach außen und füllen das Organ dann wieder mit neuen Fremdkörpern mit Hilfe ihrer Scheren. Frisch gehäutete *Palaemon* wurden nun in ein Aquarium gesetzt, dessen Boden mit Eisenfeilspänen bedeckt war. Sie füllten ihre Statocyste mit diesem Material und konnten nun mit einem Magneten in jede beliebige Stellung gebracht werden, weil sie ihre Bauchseite stets demselben zukehrten. Wird der Magnet z. B. links neben das Tier gebracht (**91**), so dreht sich das Tier etwas nach rechts, so daß seine Ventralfläche senkrecht zu R steht, der Resultante aus der horizontalen Anziehungskraft M des Magneten

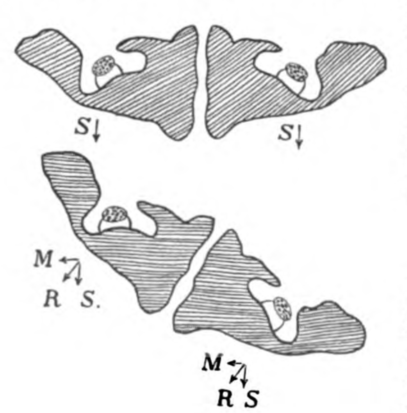


Fig. **91**. Schematischer Querschnitt durch den Boden der Statocyste von *Palaemon*. Oben bei normaler Stellung unter der Wirkung der Schwerkraft S, unten unter der Wirkung eines Magneten (M). R die Resultante. Nach Kreidl aus Hesse. Die Oeffnungen der Statocysten sind viel zu groß gezeichnet.

und der vertikalen Schwerkraft *S.* In dieser Stellung hat das Tier das Gefühl, sich unter normalen Verhältnissen zu befinden. Je näher der Magnet herangebracht wird, desto stärker wirkt er, und desto mehr neigt sich das Tier nach der anderen Seite über. Sehr eigentümlich sind die Verhältnisse bei der meist auf der rechten Schale liegenden Kammuschel (*Pecten*). Wenn sie mit der Bauchseite voran durch das Wasser schwimmt (I, S. 346), nimmt sie infolge besonderer Haltung der Mantelsäume eine schräge Stellung im Wasser ein (I, **337** C), so daß sie bis zur Oberfläche heraufsteigt und sich dann wieder zum Boden herabfallen läßt. Die Fähigkeit, in dieser Stellung durch das Wasser zu steuern, hängt ab 1) von einem allgemeinen, durch das Visceralganglion vermittelten Lagereflex, und 2) von einem Reflex des linken Cerebralganglions, welcher von der linken besonders differenzierten Statocyste (**105**) ausgelöst wird. Wird das linke Organ entfernt, so beschreibt das Tier beim Schwimmen Kreise nach rechts oder links herum als Zeichen der gestörten Steuerung. Die rechte Statocyste scheint als Balanceorgan beim Schwimmen nicht mitzuwirken. Auch der Umkehrreflex ist ohne dieses Organ möglich.

Bei einigen in oder auf dem Boden lebenden Tieren, welche ihr Gleichgewicht durch das Tastvermögen der Haut erhalten, zwingen die Schwerkraftorgane die Tiere unter gewissen äußeren Verhältnissen zu Bewegungen in bestimmter Richtung. Sie sind also Richtungssinnesorgane und veranlassen Zwangsbewegungen (Tropismen). Bei der Seewalze *Synapta digitata* und dem Ringelwurm *Arenicola grubei*, welche beide im Sande leben, veranlassen die Statocysten die Tiere in den Sand zu kriechen, sobald sie durch irgendeinen Umstand freigelegt worden sind. Ein anderer Ringelwurm, *Branchiomma vesiculosum*, ist positiv geotropisch, indem er sich stets mit dem Schwanzende voran senkrecht nach unten in den Sand einbohrt. Werden die im Kopfe liegenden Statocysten entfernt, so verliert das Tier diese Fähigkeit. Lungenschnecken (*Arion, Helix*), welche auf den Rücken gelegt worden sind, drehen sich unter dem Einfluß dieser Organe wieder in die natürliche Stellung zurück und bewegen sich, wenn sie zufällig unter Wasser geraten, nach oben. Bei der Wasserwanze (*Nepa*) finden wir in den „falschen Stigmen“ statt der Statolithen eingeschlossene Luft, welche durch ihren Auftrieb einen Druck auf die Sinnesborsten ausübt und dadurch die Individuen, welche sich in einiger Tiefe unter dem Wasserspiegel befinden, zwingt, nach oben an den Rand der Gewässer zu kriechen, wo sie günstige Atembedingungen antreffen. Sie erzeugen hier also einen negativen Geotropismus. Unsere Süßwassermuscheln finden umgekehrt durch diese Organe die Richtung nach unten. Die Ephemeridenlarven kriechen unter dem Reiz des „PALMENschen Organs“ stets auf die Unterseite von Steinen. Die von den Schwerkraftorganen ausgelösten Bewegungen sind also sehr verschiedenartig und stehen im engsten Zusammenhang zu den jeweiligen Bedürfnissen der Art.

c) Verbreitung der Schwerkraftorgane bei den Wirbellosen. Die Schwerkraftorgane sind im Tierreich sehr unregelmäßig verbreitet; neben großen Gruppen, welche sie ausnahmslos besitzen, finden wir andere, welchen sie vollkommen fehlen, und in manchen Abteilungen sind sie bei einigen Arten vorhanden und fehlen bei nahen Verwandten. Diese Tatsache erklärt sich daraus, daß die Gleichgewichtserhaltung wohl bei allen Tieren auf tiefer phyletischer Stufe durch das Tast-

vermögen der Haut reguliert wird. Dieser Modus genügt für sehr viele bodenständige, sessile oder wenig bewegliche Geschöpfe. Er versagt aber bei Tieren, die allseitig von demselben Medium umgeben sind, also bei Schwimmern und Erdbewohnern. Auf einer höheren Organisationsstufe und bei größerer Beweglichkeit übernehmen die Augen die Orientierung im Raum; da diese aber in der Nacht und bei Bewohnern der dunklen Gebiete ausgeschaltet sind, so ergibt sich ein Bedürfnis nach Schwerkraft-Balanceorganen, besonders für die pelagischen Schwimmer (Medusen, Ctenophoren, Ascidien, decapode Krebse) und für die im Sande lebenden Geschöpfe (gewisse Würmer und Holothurien). Diese müssen die Richtung nach oben und nach unten unterscheiden können, um sich nicht zu weit von der Oberfläche zu entfernen. Diese Gesichtspunkte machen uns die Verbreitung der Schwerkraftorgane einigermaßen verständlich. Sie versagen jedoch bei den Mollusken, die nur in einigen hochdifferenzierten Klassen zu pelagischen Schwimmern geworden sind und auch nicht als ursprüngliche Sandwühler gelten können. Trotzdem besitzen sie alle, abgesehen von den Amphineuren, Statocysten. Man könnte an die pelagische Lebensweise der Larven als Grund dieser Erscheinung denken, aber wahrscheinlich würden sie dann Larvenorgane geblieben sein. Ich sehe als Grund den von einer Schale bedeckten Eingeweidebruchsack an, der schon bei den Vorläufern der Schnecken sich ausbildete und einen labilen Körperanhang darstellte, der leicht nach einer Seite sich überneigen und das Tier von der Unterlage abreißen konnte, wenn es nicht durch Balanceorgane beständig über seine Lage im Raum orientiert wurde.

Bei den sessilen Polypen fehlen sie. Unter den Hydromedusen sind sie bekannt von den Lepto-, Tracho- und Narcomedusen, während sie bei den Anthomedusen durch einfache Augen (Ocellen) ersetzt werden. Unter den Turbellarien kommt eine der Mitte des Gehirns angelagerte Statocyste (seltener 2) vereinzelt vor, so bei allen Acölen und bei einigen Allöo- und Rhabdocölen; unter den Nemertinen nur bei der Gattung *Ototyphlonemertes*, welche im Gegensatz zu den übrigen Metanemertinen augenlos ist, so daß auch hier wie bei den Medusen Schwerkraftorgane und Augen sich zu vertreten scheinen. Die Statocysten dieser Gattung sind paarig, und jederseits sitzt eine in der ventralen Gehirnmasse, so daß die Ganglienzellen dem Epithel der Blase direkt anliegen. Unter den Nematoden treffen wir Statolithenorgane bei einigen marinen Schlammbewohnern an, während sie in der Klasse der polychäten Ringelwürmer bei den im Sande wohnenden Ariciiden und Arenicoliden, bei den in Röhren wohnenden Sabelliden und Terebelliden, und vielleicht auch bei einigen pelagischen Alciopiden vorkommen. Ueber ihre biologische Bedeutung für die Röhrenwürmer ist nichts bekannt. Ich vermute, daß sie das Tier zwingen die Röhre so anzulegen, daß die Oeffnung gegen das freie Wasser gerichtet ist. Von Echinodermen sind nur die im Sande und Schlamm lebenden Synapten und Elasipoden sicher mit Statocysten versehen, während die Sphäridien der Seeigel in ihrer Funktion noch nicht genau erkannt sind. Die Mollusken besitzen diese Organe stets mit vereinzelten Ausnahmen (Amphineuren und mehr oder weniger sessile Gattungen: *Vermetus, Janthina, Pinna*). Ihr Fehlen bei den Chitonen kann als ein primitiver Zustand angesehen werden, da das Tastvermögen der Fußscheibe über die Raumlage orientiert. Unter den Krebsen sind namentlich diejenigen Gruppen damit ausgestattet, welche pelagische



Schwimmer sind oder ursprünglich waren: die meisten Schizopoden, alle Decapoden, einige Copepoden. Ferner kommen sie vor bei der im Sand lebenden Assel *Anthura gracilis*, einigen Höhlenasseln und Amphipoden. Sie fehlen bei vielen pelagischen Krebslarven und bei *Phronima*, weil diese durch einen Lichtrückenreflex orientiert werden. Das Fehlen von Balanceorganen bei den Insekten hängt wohl damit zusammen, daß die fliegenden Arten sich während des Fluges im stabilen Gleichgewicht befinden. Nur bei den Wasserwanzen und den Ephemeridenlarven finden sich statische Organe. Unter den Tunicaten sind es wieder die pelagischen Gruppen (*Doliolum*, Appendicularien, Ascidienlarven), welche mit diesen Organen ausgerüstet sind. In Gestalt des Labyrinths kommen sie allen Wirbeltieren mit Ausnahme des *Amphioxus* zu.

C. Spezielle Beschreibung der Schwerkraftorgane der Wirbellosen.

1. Hydromedusen. Der Statolith liegt stets im Innern der Konkrementzelle (Lithocyte). Die Organe treten in zwei ganz verschiedenen Formen auf, als rein ectodermale Flachorgane bei den Leptomedusen und als ecto- und entodermale Klöppelorgane bei den Tracho- und Narcomedusen. Die ersteren finden sich in einfachster Form bei *Mitrocoma annae* (**92**): das Velum bildet an seiner Basis eine flache Grube, deren äußere Seite von hohen Pallisadenzellen gebildet wird, während die subumbrellare Innenseite vom medialen Rande nach außen zunächst gewöhnliches Epithel, darauf eine Reihe von Sinneszellen, dann 1–3 Reihen von Konkrementzellen und weiter ein niedriges Epithel trägt. Die Sinneszellen sind sehr eigentümliche Epithelzellen: Sie stehen durch eine Nervenfaser mit den Ganglienzellen des inneren Nervenringes (I, **334**, S. 347) in Verbindung und laufen in einen spatelförmigen Fortsatz (*f*) aus, welcher sich unter die Konkrementzelle schiebt, während ein gebogenes Sinneshaar sich von außen an die Konkrementzelle anlehnt. Diese springt weit vor und enthält in ihrer Vakuole einen Statolithen. Zu jeder Lithocyte gehören 3—5 Sinneszellen. Diese werden wohl in doppelter Weise gereizt, indem das Konkrement gegen den Fortsatz *f* oder gegen das Haar einen Druck ausübt, je nachdem die Subumbrella nach oben oder nach unten gekehrt ist. Bei den übrigen Leptomedusen (**93**) hat sich die Grube zu einer Blase geschlossen, welche stark gegen den äußeren Nervenring vorspringt, obwohl sie eine Bildung der subumbrellaren Velarseite ist. Bei jugendlichen Medusen ist die Zahl solcher Randblasen klein, und sie sind regelmäßig verteilt (**94**), mit dem Alter aber wird die Zahl größer und kann bis auf mehrere Hunderte ansteigen.

Die Klöppelorgane (Lithostyle) der Narco- und Trachomedusen sind kleine Tentakeln (**95**) am unteren Saum der Exumbrella und werden daher vom äußeren Nervenring (I, **334**) versorgt. Sie bestehen aus einer inneren Säule von Entodermzellen und einem äußeren ectodermalen Epithel. Die distale Entodermzelle und zuweilen auch einige angrenzende enthalten den oder die Statolithen von meist unregelmäßiger Kristallform. Die Sinneszellen sitzen in der Umgebung des Kolbens oder auf seiner Oberfläche. Die Narcomedusen haben nur freie Kölbchen, oft in sehr großer Zahl, am Rande der Glocke. Bei Trachomedusen finden sich neben freien Lithostylen (Fig. **95** A von einer Aeginide) solche mit einem Epithelwall (B von einer Trachynemide)

und solche, bei denen die Umwallung sich zu einer Blase geschlossen hat, welche sogar tief in die Gallerte einsinken kann (C von einer Geryonide); meist ist nur ein großer Statolith vorhanden. Die Blasen werden als freie Kolben angelegt und erst später durch eine Ringfalte abgeschlossen.

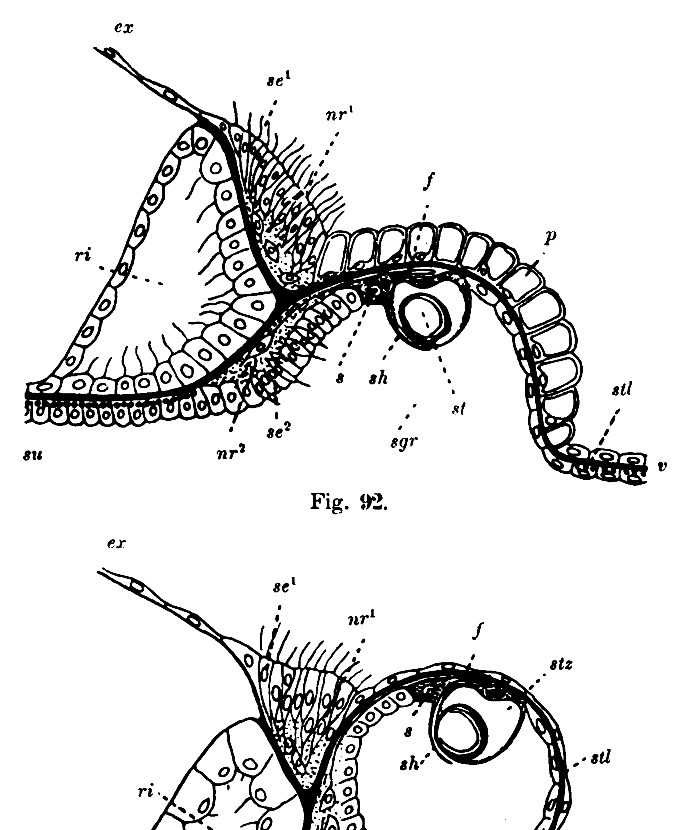


Fig. 92.

Fig. 93.

Fig. 92 und 93. Statische Organe der Leptomedusen, schematisch. Fig. 92 offene Grube von *Mitrocoma*. Fig. 93 geschlossene Statocyste von einer Leptomeduse. Aus Bronn. Zwischen der Exumbrella (*ex*) und der Subumbrella (*su*) verläuft der Ringkanal (*ri*). Das Velum (*v*) ist nach außen geschlagen. *f* Fortsatz der Sinneszelle *s*, *gz* Ganglienzellen, *nr*¹ oberer, *nr*² unterer Nervenring, *p* polsterartige Zellen, *s* Sinneszelle, *sb* Sinnesblase, *se*¹, *se*² Sinnesepithel, *sgr* Sinnesgrube, *sh* Sinneshaar, *st* Statolith, *stl* Stützlamelle, *stz* Statolithenzelle.

2. Scyphomedusen. Bei den Quallen finden sich am Rande der Glocke meist 8 symmetrisch gestellte „Randkörper" (**Rhopalien 96**), umgewandelte Tentakeln, welche von einer dünnen Deckplatte überdeckt und bei manchen Arten auch von ihr kapuzenartig umhüllt

werden. Ein Kanal des entodermalen Darmsystems tritt in den Randkörper hinein und bildet an seinem distalen Ende ein mit Konkrementen erfülltes Polster. Sie bestehen bei *Rhizostoma pulmo* aus schwefelsaurem Kalk (Gips) mit einer geringen Beimischung von phosphorsaurem Kalk. Das umhüllende ectodermale Epithel schwillt an der Basis des Rhopaliums zu hohen Sinneszellen an, zwischen deren basalen Enden ein dichtes Geflecht von Nervenfasern mit Ganglienzellen sich ausbreitet. Die Sinneszellen bilden weiter nach innen die Auskleidung einer „inneren Sinnesgrube“; welcher bei vielen Arten eine ähnliche dorsale gegenüber liegt, die als Riechgrube gedeutet wird. Da die sensiblen Zellen nur Flimmerhärchen, aber keine langen Borsten tragen, so können sie nicht durch den Druck des Randkörpers gereizt werden, sondern dieser übt wahrscheinlich je nach seiner Lage einen verschiedenartigen Zug auf sie aus. Die Ganglienzellen sind besonders zahlreich unter dem Epithel der inneren Sinnesgrube, so daß hier 8 ganglienartige Zentren gebildet werden, von denen auch 8 Nerven an den subumbrellaren Ring und an den diffusen Plexus (I, **368**, S. 384) abgegeben werden. Bei manchen Quallen tragen die Rhopalien Augenflecke mit oder ohne Linse. Bei *Periphylla* ist die Aehnlichkeit mit einem Tentakel besonders groß, indem der Randkolben stielartig ausgezogen ist und die kleine Deckschuppe und das Sinnesorgan vom Rande der Glocke abgerückt sind. Dieses bildet an seiner Basis 2 Seiten-

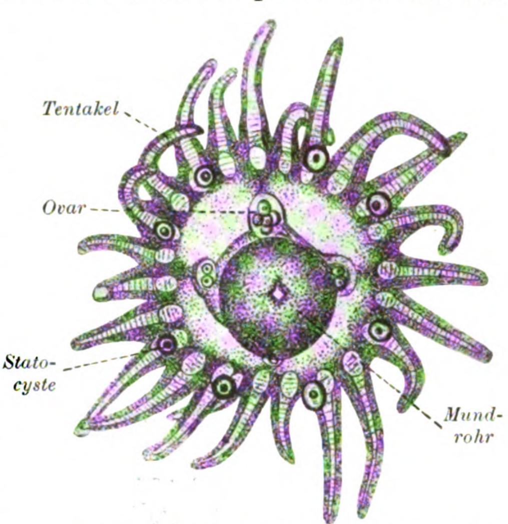
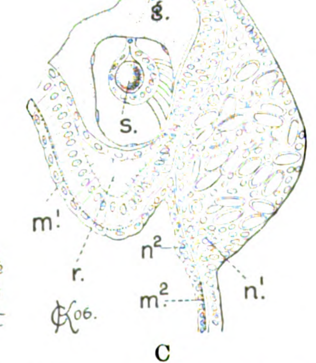


Fig. 94. Junge *Obelia longissima* (Hydromeduse) von unten gesehen, mit 8 Statocysten, nach GÖTTE.



A B C

Fig. 95. Statische Organe von Trachymedusen nach HERTWIG. A freier Klöppel von *Aeginopsis*, B offene Statocyste von *Rhopalonema*, C geschlossene Statocyste von *Geryonia*. *en* Entoderm, *g* Gallerte, *h* Sinneshaar, m^1 Muskeln der Subumbrella, m^2 des Velums, n^1 äußerer, n^2 innerer Randnerv, *s* Statolith.

lappen mit je einem ventralen Becherauge. Auch bei *Charybdaea* (**382**) ist der Randkörper an der Wurzel stielartig verschmälert. Die Schwerkraftorgane der Medusen sind wahrscheinlich nicht bloß statischer Natur, sondern außerdem Zentren, von denen die nervösen Reize für die subumbrellare Muskulatur ausgehen (vgl. S. 10, 97). Die Klöppel oder Statolithen schwingen bei jeder Kontraktion mit und rufen dadurch die nächste hervor. Daher treten nach ihrer Entfernung häufig Lähmungen auf, die aber durch den Reiz des Seewassers wieder aufgehoben werden

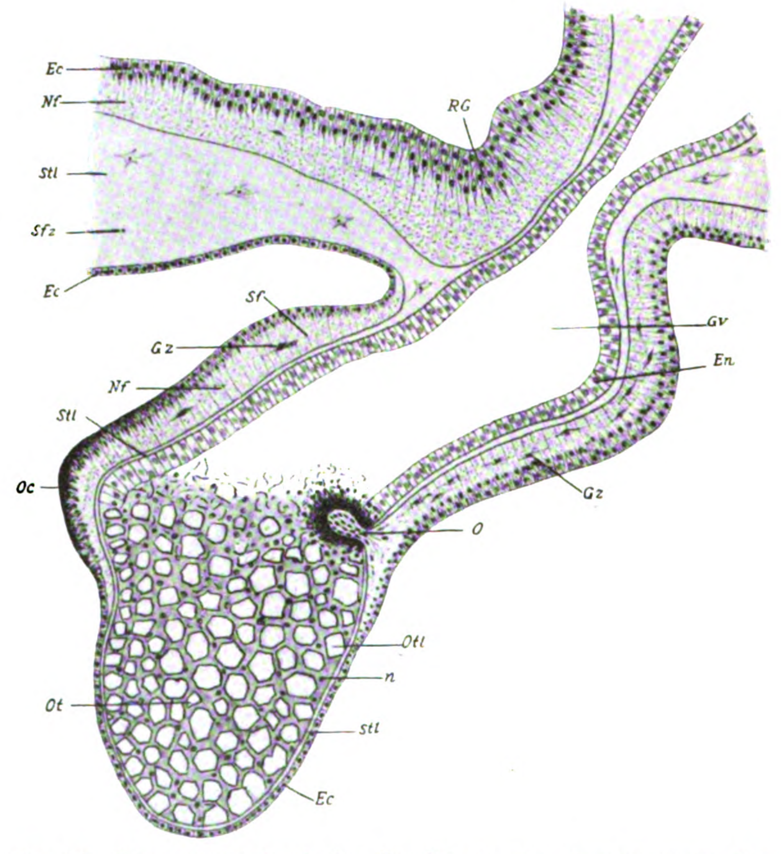


Fig. 96. Längsschnitt durch den Randkörper von *Aurelia aurita* Lm. nach Schewiakoff. *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Gv* Gastralkanal, *Gz* Ganglienzelle, *n* Kern, *Nf* Nervenfilz, *O* Auge, *Oc* Ocellus, *Ot* Otolithen, *RG* Riechgrube, *Sf* Stützfasern, *Stl* Stützlamelle, *Sfz* Zellen der Gallerte.

können. Bei den Quallen *Aurelia* und *Dactylometra* und der Hydromeduse *Gonionemus Murbachii* stellen sich die Bewegungen sehr bald wieder ein, während sie bei *Cassiopea xamachana* erst wieder beginnen, nachdem durch ringförmige Schnitte in die Subumbrella das Seewasser den nervösen Plexus reizen kann. Werden bei *Rhizostoma pulmo* alle Randkörper entfernt bis auf einen, so dauern die Schwimmbewegungen an; wird aber dieser letzte durch ein Stäbchen am Mitschwingen gehindert, so steht die Meduse still.

3. Ctenophoren. Für die Rippenquallen ist ein statischer Apparat sehr charakteristisch, welcher viele besondere Eigentümlichkeiten aufweist. Er liegt am oberen aboralen Körperpole und besteht aus einer Statocystengrube (**97**, **98**) mit einem großen, von 4 Borsten getragenen Statolithen, an die sich jederseits in der Sagittalebene (vgl. I, **115**, S. 134) ein mit Sinneszellen bedecktes, zungenförmiges „Polfeld" anschließt. Die Wand der Cyste wird aus 4 gebogenen Platten gebildet, die wie die Ruderplättchen aus verklebten Cilien bestehen. Die Platten schließen nicht eng aneinander, so daß 4 Spalten zwischen ihnen bestehen bleiben. Dazu kommt weiter eine Oeffnung in der Mitte jeder Polfeldplatte; zusammen sind also 6 nach außen führende Oeffnungen vorhanden. Auch an der Decke tritt ein Verschluß der Platten nicht ein. 4 Paar Wimperstreifen führen von den 8 Reihen Ruderplatten in die Blase hinein. Der Stein setzt sich aus vielen Körnern zusammen, die ursprünglich in den Epithelzellen der Sinnesgrube gebildet werden, dann aber nach außen gelangen und durch eine organische Grundmasse verklebt werden. Die 4 Sinnesborsten sind S-förmig gebogen und bohren sich mit ihren Enden in den Statolithen ein, den sie wie auf 4 Sprung-

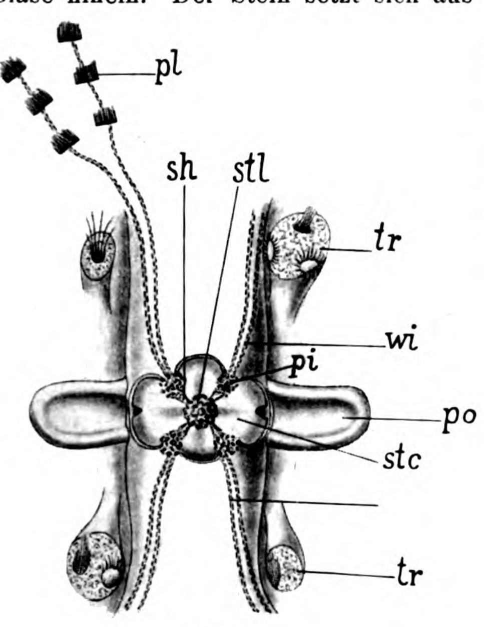


Fig. 97.

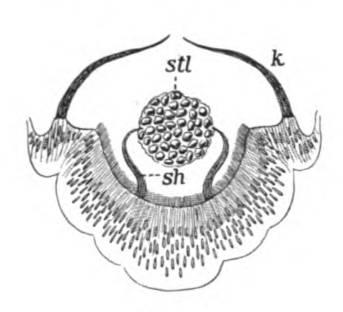


Fig. 98.

Fig. **97**. Statocyste und Polfelder der Ctenophore *Callianira bialata* nach R. Hertwig, etwas verändert. Die Ruderplättchen sind, um Raum zu sparen, zu nahe dem Sinnespol eingezeichnet worden. *pi* Pigment, *pl* Ruderplättchen, *po* Polfeld. *stc* Statocyste, *tr* Trichtergefäß, *wi* Wimperstreifen, *sh* Sinneshaar.

Fig. **98**. Schnitt durch eine Statocyste von *Callianira*, nach R. Hertwig. *k* Kappe, *sh* Sinneshaar, *stl* Statolith.

federn tragen. Jede besteht ebenfalls aus verklebten Cilien. Der Boden der Grube wird von hohen flimmernden Epithelzellen ausgekleidet, deren Zusammenhang mit Nerven noch nicht nachgewiesen ist. Bei den Schwimmbewegungen der Ctenophoren treten 2 Gleichgewichtsstellungen mit senkrechter Körperhaltung auf; bei der einen ist der Mund nach unten, bei der anderen nach oben gekehrt. In der ersteren bewegt sich das Tier meist senkrecht nach unten, wenn es durch Wellenschlag oder zu viel Sonnenlicht gereizt ist; in der umgekehrten Stellung mit dem Mund nach oben bewegen sich die Plätt-

chen meist nicht, und das Tier fängt die herabfallenden Planktonmassen auf. Die Ruderplatten an den 2 Rippen eines Quadranten schlagen bei normalen Tieren immer im gleichen Rhythmus, während die verschiedenen Quadranten voneinander unabhängig sind; indem die Plättchen des einen schlagen und die gegenüberliegenden schwächer sich bewegen oder ruhen, können Drehungs- oder Richtungsänderungen vollzogen werden. Diese Tatsachen sind aus dem anatomischen Bau verständlich. Der Statolith wird die 4 Federn je nach seiner Lage verschieden beeinflussen, abgesehen von den Gleichgewichtsstellungen, und diese Reize können durch Nerven oder vielleicht nur durch die Wimperstreifchen auf die Ruderplättchen übertragen werden, denn es ist ein Hauptgesetz der Flimmerbewegung, daß ein jedes Element durch die Tätigkeit des vorhergehenden in Bewegung gesetzt wird. Diese Auffassung wird bestätigt durch das Experiment der Statolithenentfernung, wodurch unregelmäßige Drehungen, Fehlen der Gleichgewichtsstellung und arhythmische Bewegungen ausgelöst werden. Da aber zuweilen die Rhythmik und normale Bewegungsweise auch nach Abtragung des ganzen Sinnespols wiederkehren, so muß das Tier noch eine allgemeine Lageempfindung besitzen, über die Näheres noch nicht bekannt ist. Vielleicht spielt das diffuse Nervensystem hierbei eine Rolle, denn auch dieses beeinflußt die Plättchen. Schwache mechanische Reize, z. B. Berührung mit einem Stäbchen in der Umgebung der Mundöffnung, haben Hemmung der Plättchenbewegung zur Folge, während starke Reize (Stiche, Schnitte ebendort) Beschleunigung hervorrufen. Die Polfelder sind für mechanische Reize besonders empfindlich und veranlassen Einziehung des Sinnespols.

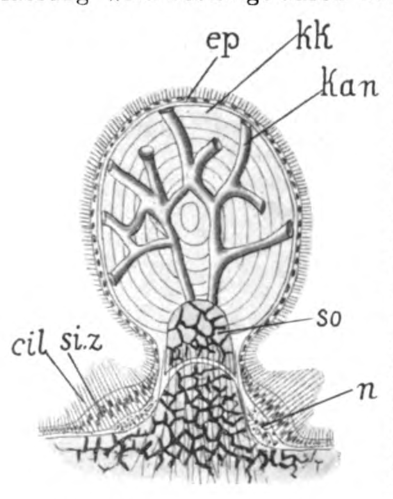


Fig. 99. Schema eines Sphaeridiums eines Seeigels nach LANG. *cil* Cilien, *ep* Epithel, *kan* Kanal, *kk* Kalkkörper, *n* Nerv, *si.z* Sinneszelle, *so* Sockel.

4. Seeigel. Hier seien die etwa $^1/_2$ mm großen „Sphäridien" der Echiniden erwähnt, welche vielleicht als Balanceorgane anzusehen sind, obwohl der physiologische Beweis hierfür noch nicht sicher erbracht ist. Sie finden sich bei allen Seeigeln, mit Ausnahme der Cidariden, und sitzen frei auf den Ambulacralplatten in der Nähe des Mundes, zuweilen auch in weiterer Entfernung von ihm. Bei der gewöhnlichen Stellung des Seeigels hängen sie senkrecht nach unten vom Mundfelde herab. Sie sind als umgewandelte Stacheln anzusehen, denn wie diese sitzen sie mit einem Sockel auf einem Gelenkhöcker (**99**) der Schale und werden durch Bindegewebsfasern festgehalten. Sie bestehen aus einer von vielen Kanälen durchzogenen glasartigen, konzentrisch geschichteten Kalkkugel, welche durch ein poröses Stielstück mit dem Höcker artikuliert und daher durch die Schwere verschieden eingestellt wird. Dadurch können die an der Basis des Stieles befindlichen, mit langen Cilien ausgerüsteten Sinneszellen gereizt werden, unter denen sich ein Nervenring ausbreitet. Die Kanäle enthalten Bindegewebe,

welches mit dem der Basis zusammenhängt. Mit den Klöppelorganen der Medusen stimmen sie auch darin überein, daß sie bei Cassiduliden und Clypeastriden in fast oder ganz geschlossenen Blasen sitzen. Entwicklungsgeschichtlich entstehen sie immer als freie Gebilde. Die Zahl dieser Organe wechselt sehr: *Arbacia* und manche Clypeastriden haben in jedem Radius nur eins, *Coelopleurus* 8—10, *Echinus acutus* über 20. Das Auftreten dieser Organe erkläre ich mir nach demselben Prinzip wie bei den Schnecken, nämlich um das plötzliche Ueberkippen des mit Kalkplatten und Stacheln beschwerten Körpers bei der Bewegung auf senkrechten oder schlüpfrigen Flächen zu verhindern.

5. Unter den **Holothurien** kommen Statocysten vor bei den in und auf dem Sande lebenden Synaptiden und bei den Tiefsee-Elasipoden, von denen anzunehmen ist, daß sie oft in den Schlamm sinken oder sich immer in ihm aufhalten. Bei den ersteren sitzen sie paarweise an der Wurzel der 5 Radiärnerven, wo diese den Kalkring verlassen, und werden auch von diesen durch einen besonderen Seitenast ver-

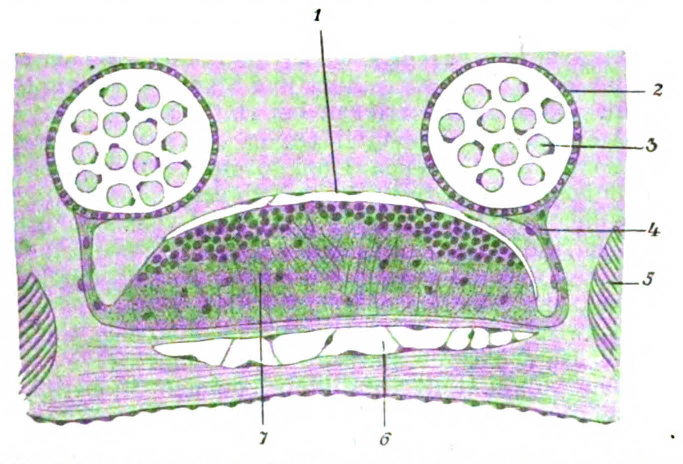


Fig. 100. Schnitt durch die 2 Statocysten von *Synapta inhaerens* nach Cuénot. *1* Wand des Epineuralsinus, *2* Statocyste, *3* Statolithenzellen, *4* Statocystennerv, *5* Längsmuskel, *6* Pseudohämalkanal, *7* radiärer Nerv.

sorgt (100). Es sind demnach 10 solcher Organe vorhanden. Das niedrige Epithel der Blase trägt nach Semon kleine Wimpern und scheint überall in gleicher Weise empfindlich zu sein für den Druck der sehr merkwürdigen Reizkörper. Es ist zweifelhaft, ob sie alle als Statolithen bezeichnet werden dürfen. Es sind nämlich Zellen mit randständigen Kernen. Obwohl sie zur tiefsten Stelle der Blase herabfallen, scheinen sie keinen kohlensauren Kalk zu enthalten, sondern irgendeine andere mineralische glänzende Substanz. Bei den meisten Arten sind sie in großer Zahl vorhanden. Bei *Leptosynapta bergensis* zeichnet sich eine von ihnen in jeder Blase durch besondere Größe aus, was bei raschen Bewegungen des Körpers zu einer Verschiedenartigkeit der Reize führen muß. Ihre wesentliche Bedeutung besteht darin, daß sie das aus dem Sand genommene Tier zwingen, das Kopfende senkrecht nach unten zu halten und mit den Fühlern Grabbewegungen auszuführen. Sobald sich das Tier im Sande eingegraben hat, hört dieser Fluchtreflex auf. Bei den Elasipoden ist die Zahl der Statocysten

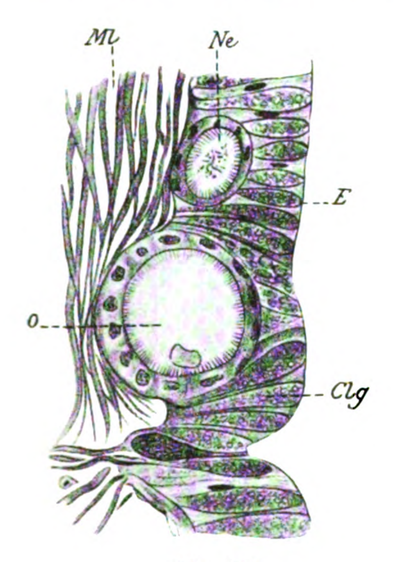
größer (14 bei *Elpidia glacialis,* 56 bei *Kolga hyalina,* bei anderen Arten noch mehr; die meisten sitzen an den Lateralnerven der Ventralseite), und sie enthalten viele konzentrisch geschichtete, also wohl anorganische Steinchen, denen an dem einen Pol ein Zellkern anliegt. Die meisten von ihnen sitzen den seitlichen ventralen Radiärnerven in einer Reihe hintereinander dicht an, ohne frei hervortretende Nerven. Da diese Organe in fast gleicher Ausbildung bei zwei ganz verschiedenen Familien vorkommen, werden sie auf Homoiologie beruhen.

6. Vermes. Unter den **Turbellarien** besitzen einige Rhabdocölen und Allöocölen, ferner sämtliche Acölen ein dem Gehirn vorn anliegendes Bläschen mit einem (selten mit mehreren) Statolithen, dem bei den Acölen ein Kern anliegt, woraus hervorgeht, daß er eine verkalkte Zelle darstellt. Die Acöle *Convoluta roscoffensis* sammelt sich in einem ruhig stehenden Gefäß an der Oberfläche und läßt sich bei bewegtem Wasser zu Boden sinken, was vermutlich durch die Statocyste bedingt wird. Bei der Acöle *Palmenia* wird die Statolithenzelle zum größten Teil von Flüssigkeit erfüllt, und der eigentliche Statolith ist nur eine kleine, wie es scheint cuticulare, nicht verkalkte Verdickung. Bei manchen Turbellarien ist die Statocyste dem Gehirn eingelagert. Ihre Wand ist immer dünn, und Sinneszellen wurden bis jetzt nicht erkannt. Ob bei **Rädertieren** ein statischer Apparat vorkommt, ist noch unsicher, doch sei hier ein Organ kurz erwähnt, welches möglicherweise so gedeutet werden kann, obwohl es drüsiger Natur ist. Bei Notommatiden (*Notommata, Copeus, Diglena, Eosphora*) und vielen anderen Familien liegt hinter und dorsal von dem Gehirn ein dicht mit glänzenden (Kalk?)körnern gefüllter rundlicher oder länglicher Sack („Kalkbeutel, retrocerebrales Organ"), der vielleicht durch seine Verschiebungen auf die Ganglienzellen einen Reiz ausübt. Er mündet mit zwei Gängen zwischen den Frontalaugen aus. Jedem Gange ist noch eine Schleimdrüse (Subcerebraldrüse) angeschmiegt.

Unter den **polychäten Anneliden** kommen Statocysten nur vor bei den in Röhren oder im Sande lebenden sedentären Familien, während sie bei den freischwimmenden Alciopiden noch nicht sicher beobachtet worden sind. Zu jenen gehören die Ariciiden, welche 5–6 Paare (bei *Nainereis* bis ca. 20) von Statocysten in den vorderen Segmenten dorsal in der Nähe der Kiemen, wenn diese vorhanden sind, oder der dorsalen Parapodien besitzen; ferner die Arenicoliden, Terebelliden und Sabelliden, welche nur ein Paar im 1. oder 2. Segment und meist über dem dorsalen ersten Borstenbüschel aufweisen. Die Statocyste wird nie vom Gehirn aus innerviert, sondern vom Schlundring oder dem benachbarten Teile des Bauchmarks. Sie entsteht ontogenetisch als eine offene Einstülpung der Epidermis und entwickelt sich phylogenetisch in doppelter Richtung, indem das Organ in die Tiefe wandert und sich dabei allmählich schließt. Diese beiden Prozesse sind aber voneinander unabhängig. Was zunächst die Lage anbetrifft, so bleibt das Organ bei manchen Sabelliden (*Branchiomma, Amphiglena,* **101**) innerhalb der Epidermis liegen und berührt dabei nach innen die Ringmuskelschicht. Bei *Myxicola* ist es in das Bindegewebe unter die Epidermis gerückt. Bei den Arenicoliden treffen wir die Statocyste zwischen den Längsmuskeln an, oder sie springt sogar, wie bei *Ar. marina,* zwischen den Längsmuskeln gegen die Leibeshöhle vor (**102**). Auf der Stufe einer offenen Grube (Statocrypte), welche zuweilen einige Sandkörner enthält, bleibt das Organ bei *Scoloplos armiger* stehen.



Die folgende Stufe einer Blase, welche durch einen Cilien tragenden Kanal sich nach außen öffnet (**102**), ist sehr häufig (*Aricia acustica, Arenicola marina,* manche Terebelliden und Sabelliden [*Branchiomma, Amphiglena*]). Als Statolithen dienen Fremdkörper (Sand, Kieselnadeln, Diatomeenschalen). Bei alten Individuen (**101**) kann der Kanal ganz verschwinden und



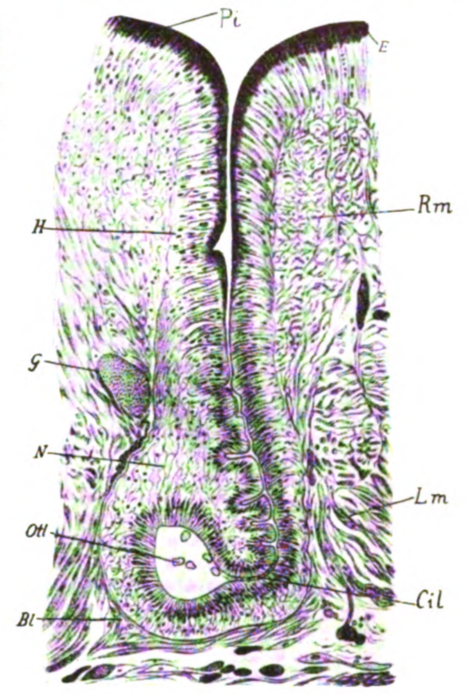
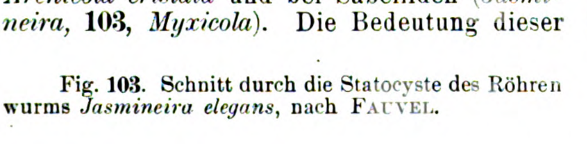


Fig. 101. **Fig. 102.**

Fig. 101. Schnitt durch die Haut von *Amphiglena mediterranea* mit der Statocyste. Nach FAUVEL, etwas verändert. *Clg* Drüsenzelle, *E* Epidermis, *Ml* Längsmuskeln, *Ne* Nephridie, *O* Statocyste.

Fig. 102. Statocyste (*Bl*) von *Arenicola marina* nach EHLERS, etwas verändert. *Cil* Cilien, *E* Epidermis, *G* Gefäß, *H* Epithel des Kanals, *Lm* Längsmuskeln, *N* Nerv, *Otl* Statolithen, *Pi* Pigment, *Rm* Ringmuskeln.

damit die nächste Stufe erreicht werden, aber die Fremdkörper bleiben erhalten. *Nainereis laevigata* enthält in den offenen oder auch geschlossenen cilienlosen Statocysten — beide Zustände können in demselben Tiere vorkommen — zahlreiche verschieden geformte Statoconien. Eine geschlossene, dicht mit Cilien besetzte Blase, welche zahlreiche selbstgebildete Statoconien enthält, besitzen *Arenicola grubii* und *ecaudata*. Die höchste Stufe einer geschlossenen Blase mit Flimmerepithel und einem großen Statolithen findet sich bei *Arenicola cristata* und bei Sabelliden (*Jasmineira*, **103**, *Myxicola*). Die Bedeutung dieser



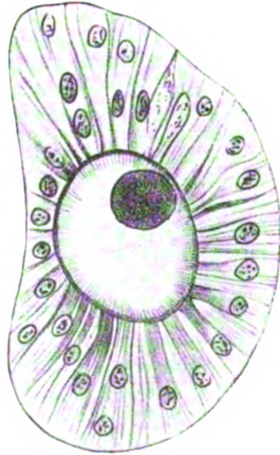


Fig. 103. Schnitt durch die Statocyste des Röhrenwurms *Jasmineira elegans*, nach FAUVEL.

Organe ist, wie wir schon hervorgehoben haben, darin zu sehen, daß sie die frei beweglichen Würmer positiv geotropisch machen und zum Eingraben in den Sand zwingen. Es fehlen noch Untersuchungen über ihre Bedeutung bei den Röhrenwürmern, welche außen an Steinen u. dgl. bauen. Man geht aber wohl nicht fehl mit der Vermutung, daß sie das Tier zwingen, die Oeffnung der Röhre dem freien Wasser zuzukehren; *Branchiomma* verhielt sich nach Entfernung der Blasen unverändert, was beweisen würde, daß dieser Gattung noch eine allgemeine Lageempfindung zukommt.

7. Bei fast allen **Mollusken** kommen Statocysten vor. Sie fehlen nur bei den Amphineuren, was als ein primitives Verhältnis angesehen werden kann, und dann infolge sekundärer Rückbildung bei einigen festgehefteten Formen. So bei manchen Arten der Schneckengattung *Janthina*, welche sich an einem vom Fuß ausgeschiedenen Schleimfloß verankert. Bei der im ausgewachsenen Zustand durch den Byssus befestigten Steckmuschel *Pinna nobilis* scheinen sie ebenfalls zu fehlen, während sie bei der verwandten Art *Atrina rigida* noch ungefähr einem Zehntel aller Individuen zukommen, allerdings in einer fast pathologischen Form, indem die Blase durch Knospung viele Nebenhöhlen mit je einem großen Statolithen bildet. Auch bei den Tridacniden

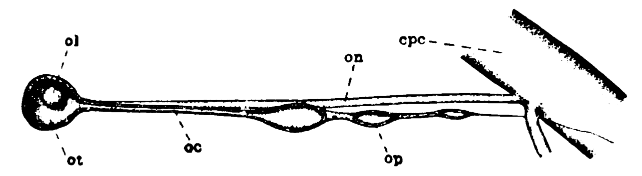


Fig. **104.** Statocyste von *Yoldia limatula* nach DREW. *ol* Statolith, *on* Nerv, *oc*, *op* blind endigender Einstülpungskanal, *cpc* Cerebropedalkonnektiv.

werden sie nach der Festheftung vermißt. Die durch Einstülpung des Ectoderms gebildete Statocyste der Mollusken schließt sich früh, so daß die in ihr befindlichen Steinchen von dem Tier selbst gebildet werden, und sie sinkt dabei so in die Tiefe, daß sie sich dem Pedalganglion mehr oder weniger anlagert. Eine Ausnahme bilden die primitivsten Muscheln, die Protobranchier (*Nucula* [I, **438**, S. 447], *Leda*, *Malletia*, *Solemya* und die Mytiliden), bei denen die Blase sich durch einen Kanal nach außen öffnet. Innerhalb der Gattung *Pecten* (I, **445**) finden sich Arten mit offenem Kanal (*P. jacobaeus*, *inflexus*) neben solchen mit geschlossenem (*P. varius*). Eine Rückbildung des Kanals tritt ein bei *Yoldia limatula* (**104**), bei der eine oder zwei abgeschnürte Blasen (*op*) noch die ursprüngliche Ausdehnung desselben andeuten, und noch mehr bei *Leda pella*, unter Verlust der äußeren Oeffnung. Dieser Gang wird allgemein als der Einstülpungskanal angesehen. Ob diese Auffassung immer die richtige ist, muß durch weitere Untersuchungen aufgeklärt werden, denn bei *Nucula delphinodonta* soll der Einstülpungskanal vollständig verschwinden und dann ein neuer Kanal entstehen, welcher sich nach außen öffnet. Auch bei den Cephalopoden erhält sich ein blindgeschlossener Rest des Einstülpungskanals. Als ein Rest dieses Kanals dürfte auch der Hohlraum zu deuten sein, welcher sich bei manchen Prosobranchiern und Pulmonaten von der Statocyste aus eine Strecke weit in den Nervus staticus hinein er-

streckt, denn wo ein solcher Kanal vorhanden ist, verläuft er meist dicht neben dem Nerven oder wird von ihm umsponnen. Bei *Teredo* haben nur die freischwimmenden Larven eine Statocyste, nach der Anheftung des 1—3 mm langen Tierchens bildet sie sich zurück zu einem

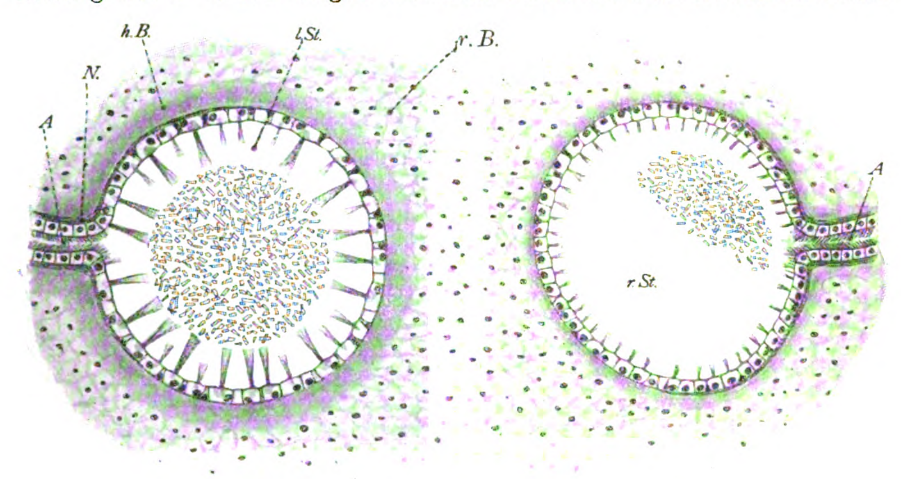


Fig. **105**. Medianschnitt durch die Statocysten von *Pecten inflexus*, nach v. Buddenbrock, schematisch. *l.St.* linke, *r.St.* rechte Statocyste, die linke mit großer kugeliger Statolithenmasse, *A* Ausführgang, umsponnen vom Nerven *N.*, *h.B.* hyalines, *r.B.* retikuläres Bindegewebe.

Zellhaufen ohne Lumen und Statolithen. Während die Statocysten den Fußzentren meist dicht anhaften (I, **451**, **452**, **458**, **462**, **464**, **466**), liegen sie zuweilen nur in der Nähe derselben. So bei *Anodonta*, wo sie dorsal von ihnen unter der Seitenfläche des Fußes sich befinden, bei

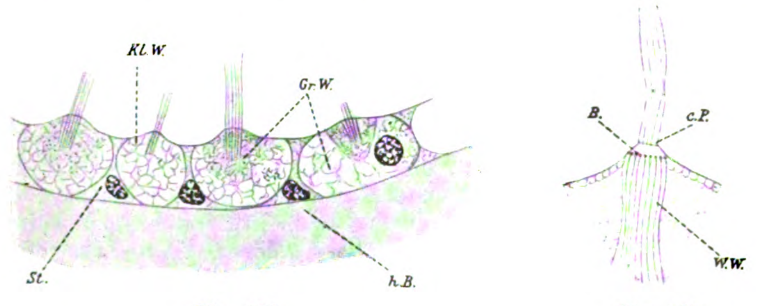


Fig. **106**. Fig. **107**.

Fig. **106**. Epithel der linken Statocyste von *Pecten varius* nach v. Buddenbrock. *Kl.W.* kleine, *Gr.W.* große Wimperzelle, *St.* Stützzelle, *h.B.* hyalines Bindegewebe.

Fig. **107**. Wimperpolster der großen Wimpercellen der vorigen Abbildung. *B.* Basalkörner, *c.P.* Verschmelzungsplatte, *W.W.* Wimperwurzeln.

Nucula (I, **438**, S. 447), bei Mytiliden und anderen Muscheln; unter den Schnecken zeigt *Purpura* die linke Blase am zugehörigen Ganglion, die rechte in einiger Entfernung davon. Bei *Cyclostoma* und *Paludina* sind beide etwas abgerückt, und bei den Coniden sind sie beide auf

die rechte Körperseite verschoben. Wenn bei Annahme einer pelagischen Lebensweise der Fuß sich zu einer Ruderflosse verkleinert (Heteropoden, I, **341**) oder ganz verschwindet (Phyllirhoe), so rücken die Statocysten an die Gehirnknoten heran (**110**). Diese Lage gilt auch für viele Nudibranchier (I, **461,** *16*) trotz unverkümmerter Fußsohle; da aber diese Nacktschnecken in allen anderen Verhältnissen hoch differenziert sind, so wird man diese cerebrale Lage nicht als einen ursprünglichen, sondern als einen sekundär wiedererworbenen Zustand anzusehen haben. Wie der Molluskenfuß fast immer symmetrisch ausgebildet ist, so gilt dies auch für die Statocysten. Nur bei der Kammmuschel (*Pecten*), welche mit der rechten Schale dem Boden aufliegt und im Zusammenhang damit einen etwas asymmetrischen Fuß hat, ist die linke Sinnesblase histologisch höher ausgebildet als die rechte (**105**).

Die **Innervierung** erfolgt stets vom Gehirnganglion aus, so daß anzunehmen ist, daß die Statocysten ursprünglich Kopforgane waren, wie sie ja auch bei *Nautilus* in der Nähe des Gehirns liegen (I, **469**). Da sich die Mollusken von kriechenden, wurmartigen Vorfahren ableiten, so genügte zuerst das Tastvermögen der Kriechsohle für die Raumorientierung, wie das noch jetzt bei den Chitonen der Fall ist. Als sich die Beweglichkeit erhöhte, aber gleichzeitig durch die Schale schwieriger wurde, kam die Statocyste hinzu, und ihre Verlagerung aus dem Kopf in den Fuß erklärt sich wohl aus dem allgemeinen physiologischen Prinzip, daß Organe gleicher oder ähnlicher Funktion das Bestreben haben, auch räumlich beieinander zu liegen (vgl. I, S. 12, 428); in dem beweglichen Fuß kam das Organ leichter in verschiedene Stellungen und konnte besser über diese orientieren, als wenn es in dem ruhig gehaltenen Kopfe lag. Hand in Hand mit dieser Verlagerung verschmilzt der Nervus staticus bei vielen Mollusken zunächst ein Stück mit der Cerebropedalkommissur, um schließlich auf höherer phyletischer Stufe vom Fußzentrum zu entspringen. Die Gastropoden bleiben überwiegend auf der ursprünglichen Stufe stehen: der Nerv geht vom Gehirn ab und verläuft neben jener Kommissur bis zur Statocyste. Bei Patellen und Trochiden (I, **451, 459**) ist er mit ihr verschmolzen bis auf das distale Ende, welches frei verläuft. Unter den Muscheln entspringt der Nerv bei *Pecten, Lima,* manchen Mytiliden und den meisten Protobranchiern direkt vom Gehirn; bei *Yoldia,* einer Gattung, die auch zu den primitiven Protobranchiern gehört, dicht hinter dem Gehirn vom Anfang der Cerebropedalkommissur aus. Bei *Nucula* (I, **438**), *Anodonta, Mytilus edulis* u. a. verläßt der Nerv sie in der Mitte oder noch weiter nach unten, während er bei *Mya, Cardium, Cytherea, Venus* erst vom Pedalganglion abgeht. Dieselbe Erscheinung zeigen die Tintenfische. Bei dem primitiven *Nautilus* (I, **460**) wurzelt der Nerv im Gehirn, während er bei den Dibranchiern aus dem Pedalganglion hervortritt (I, **472**).

Histologie der Statocysten. Bei den meist in einer bestimmten Lage schwimmenden Heteropoden und Cephalopoden ist das Epithel an einer oder an mehreren Stellen erhöht und bildet eine sog. Macula mit zahlreichen Sinneszellen. Bei den übrigen Gruppen ist das Epithel meist niedrig ohne Macula, so daß die Sinneszellen und die Stützzellen gleichmäßig verteilt zu sein scheinen, weil die Tiere die verschiedensten Stellungen einnehmen und die Blasenwand daher überall reizempfänglich sein muß. Für manche Schnecken und Muscheln wird ein gleichmäßiger Besatz von niedrigen Cilien angegeben (*Clau-*



silia, Limax, Helix, Ancylus, Paludina, Philine, Mytilus, Cyclas). *Dentalium* hat nur eine Sorte von großen Epithelzellen, die ungefähr in der Mitte, meist über dem Kern, einen Ring von Cilien tragen. Ob die Stützzellen bei allen Prosobranchiern vorkommen, bedarf noch der Feststellung. Bei Docoglossen scheinen sie zu fehlen und bei Trochiden ist ihr Vorkommen unsicher. Ursprünglich scheint also das Epithel der Statocyste nur aus Sinneszellen bestanden zu haben. Bei den hochdifferenzierten Calypträen (vgl. das konzentrierte Nervensystem I, **453**) sind aber schon große Kerne von Sinneszellen und kleine von Stützzellen zu unterscheiden. Besonders scharf werden die Gegensätze bei den Pulmonaten. Bei diesen (**108**) besteht das Epithel aus „Riesenzellen", welche vermutlich sensibel sind, und aus kleinen Stützzellen (ob auch sensibel?), deren Protoplasmakörper bei *Helix* und *Limnaea* gruppenweise zu einem Syncytium verschmelzen; die Riesenzellen haben eine unregelmäßige Gestalt und ihre breitlappigen Fortsätze schieben sich an der Innenfläche der Blase über die Syncytialzellen hinüber, welche mehr die Außenfläche bilden. Beide sind bewimpert. Bei *Unio* weist das Epithel weinglasförmige flimmernde Stützzellen und kolbenförmige, vermutlich sensibele, Zellen auf. Bei der Gattung *Pecten*, welche fast stets mit der rechten Schale aufliegt, ist die linke Statocyste weiter entwickelt als die rechte (vgl. hierüber S. 99). Die linke besitzt große und kleine sensibele Wimperbüschel (**105**), während die rechte nur kleine aufweist. Daneben kommen in beiden Blasen Stützzellen vor. Die Cilien wurzeln in einem kegelförmigen Pfropfen von dichtkörnigem Protoplasma und bilden an der Basis einen Knopf (**106, 107**). Die Flüssigkeit in der Statocystenblase der Mollusken ist immer ungefärbt.

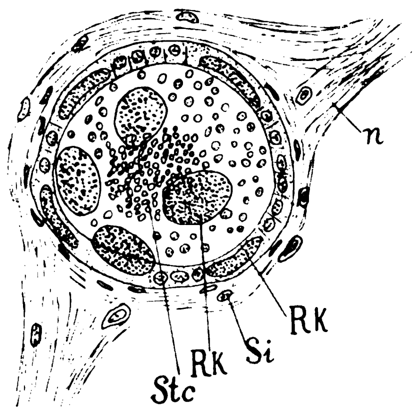


Fig. 108. Statocyste von *Janella schauinslandi* nach PLATE. *Bi* Bindegewebe, *n* Nerv, *Rk* Riesenkerne, *Stc* Statoconien.

Die Reizkörper der Statocysten sind ursprünglich zahlreiche sog. Statoconien, welche in der Flüssigkeit wohl durch Ausfällung entstehen; auf einer höheren phyletischen Stufe kommt dazu ein besonders großer Statolith, und auf dem Endstadium dieser Reihe findet sich nur der letztere. Die zum Teil eckigen Statoconien der Protobranchier (*Nucula, Leda* etc.) sind häufig als von außen durch den offenen Einstülpungsgang eingedrungene Fremdkörper (Sand) gedeutet worden. Vielleicht sind sie aber auch in der Blase entstanden, da sie bei *Nucula delphinodonta* zu groß sind, um den Kanal passieren zu können, und echte Eindringlinge (Diatomeen) fehlen. Unter den Muscheln finden wir Statoconien bei Mytiliden, Arcaceen und Pectinaceen; Statoconien und einen Statolithen bei *Saxicava* und *Lyonsia, Leda pella, Anodonta, Cyclas;* viele andere Muscheln haben schon die höchste Stufe erreicht und besitzen einen großen konzentrisch geschichteten runden Statolithen. In der Gattung *Pecten* führt die linke differenziertere Blase einen Statolithen, die rechte einfachere hingegen Statoconien. Bei den Arten mit

offenem Einstülpungskanal besteht der Statolith der linken Blase aus einer Kugel von durch Schleim verklebten „Kieselspitterchen" (**105**), die wahrscheinlich von Schwammnadeln herstammen, während bei den Arten mit geschlossenem Gang eine Kugel aus kohlensaurem Kalk vorhanden ist. Jene Reihe läßt sich besonders gut bei den Gastropoden verfolgen. Die Rhipidoglossen, Docoglossen, viele Tänioglossen, *Dentalium,* die Hinterkiemer und Lungenschnecken haben noch Statoconien (**108**), deren Zahl während des individuellen Lebens größer wird und schließlich mehrere Hundert (*Helix pomatia* bis über 300, *Limnaea stagnalis* bis 700) erreichen kann. Es sind sehr kleine elliptische oder auch eckige Steinchen aus kohlensaurem Kalk, welche allmählich immer mehr Schichten erhalten und dadurch größer werden. Die Cilien des lebenden Tiers schlagen beständig hin und her, wodurch die peripheren Statoconien in zitternde Bewegung versetzt werden, während die große Masse der inneren sich in Ruhe befindet. Zwei oder mehrere Steinchen verschmelzen zuweilen. Die zweite phyletische Stufe (Statoconien und ein Statolith) wird nur selten beobachtet (*Cerithium vulgatum, Turitella rosea*), scheint also verhältnismäßig rasch von der dritten abgelöst zu werden. Bemerkenswerterweise kommen bei *Gadinia peruviana,* welche als ein Seitenzweig primitiver Basommatophoren anzusehen ist, vereinzelte Individuen mit einem Statolithen vor, während die meisten viele Statoconien haben. Ein großer geschichteter, meist runder Statolith findet sich bei vielen Prosobranchiern, die auch in anderen Verhältnissen hoch differenziert sind: *Littorina, Bythinia,* Calypträen, *Cyclostoma,* einige Melanien, *Cypraea, Strombus, Cassis, Murex, Harpa, Mitra, Conus, Vermetus gigas, Janthina*-Arten. In der Gattung *Cerithium* finden sich Vertreter aller 3 Gruppen. Die meisten Opisthobranchier besitzen zahlreiche Statoconien, die hochstehenden Aplysien aber nur einen großen Statolithen. Unter den Cephalopoden finden wir *Nautilus* auf der ersten Stufe, alle übrigen auf der zweiten. Es ist begreiflich, daß ein großer Reizkörper stärkere Empfindungen hervorrufen kann als viele kleine, die sich in ihren Bewegungen gegenseitig hemmen. Es liegt hier wieder ein schönes Beispiel von Homoiologie vor, da in den verschiedensten Familien und Ordnungen die 3 Stufen unabhängig voneinander erworben werden.

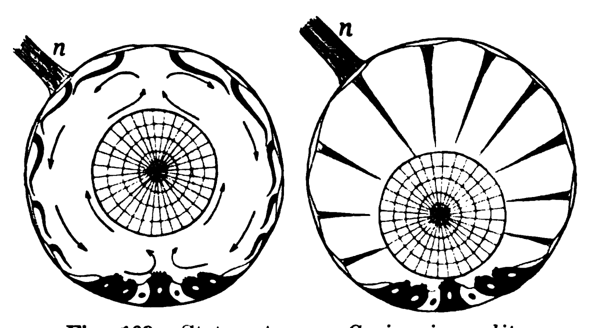


Fig 109. Statocyste von *Carinaria mediterranea* nach TSCHACHOTIN, links in Ruhe, rechts in Erregung.

Außer den oben für Lungenschnecken und *Pecten* gemachten Angaben sind wir über die Funktionen der Statocysten der Mollusken besonders orientiert für die Heteropoden und Cephalopoden, welche deshalb hier etwas ausführlicher behandelt werden sollen.

Heteropoden. Die kugeligen glashellen Statocysten liegen etwas nach außen und hinten von den Gehirnganglien (**110**) und werden durch Bindegewebsfasern an den Wänden der Körperhöhle befestigt.

An ihrem dorsalen Pole bilden die epithelialen Sinneszellen eine erhabene Partie, die *Macula statica* (**110** *M*, **109**) und ungefähr an dem gegenüberliegenden Pole tritt der Nerv heran und setzt sich unter einer bindegewebigen Hülle in 12—16 Meridianzügen bis zur Macula fort. Da das Tier auf dem Rücken schwimmt (I, **341**, S. 351), wird der Sinnespol nach unten gekehrt. Die sensiblen Zellen der Blase tragen Cilien und setzen sich in jene Nervenzüge fort, während die indifferenten Zellen unbewimpert sind. In der Mitte der Macula (**109**) liegt eine große sensible „Zentralzelle" und wird von 4 großen indifferenten „Isolierzellen" umgeben. An diese schließen sich in 4—5 Kreisen die „kleinen Sinneszellen" an, welche durchsetzt werden von

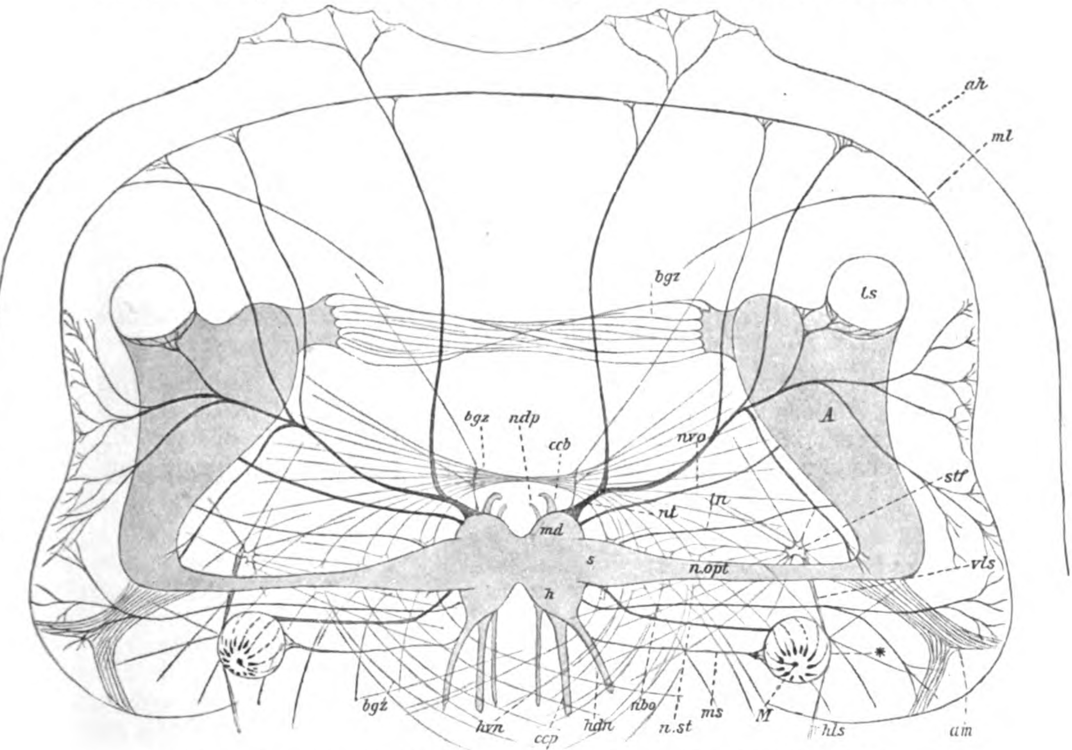


Fig. 110. Dorsalansicht des Gehirns, der Augen und Statocysten der Heteropode *Pterotrachea mutica* nach TSCHACHOTIN. *A* Auge, *ah* äußere Haut, *am* Augenmuskel, *ls* Linse, *md*, *s*, *h* vordere, seitliche, hintere Portion des Gehirns, *nt* Tentakelnerv, *nbo* Nervus basalis oculi, * Statocyste, *M* Macula derselben.

einigen indifferenten Stützzellen. Der übrige Teil der Blase besteht aus sehr großen, sternförmigen, untereinander zusammenhängenden sensiblen Wimperzellen, deren lange Haare sich zu einer Art Borste aneinander legen, und aus zahlreichen kleinen Pflasterzellen. Der sehr große kugelrunde Statolith besteht hauptsächlich aus $CaCo^3$, enthält aber auch etwas Magnesium, Phosphorsäure und Spuren von Schwefelsäure. Diese mineralischen Bestandteile sind eingebettet in eine eiweißhaltige Grundsubstanz. Der Statolith (**111**) ist radiär gestreift und besitzt sehr regelmäßige konzentrische Schichten um einen zentralen kleinen Hohlraum (*d*) herum. Unter diesen Kreislinien fallen

2 (*b, c*) besonders auf und bezeichnen vermutlich die Grenze des Larvenstatolithen und einer späteren Wachstumsperiode. Die erste Anlage des Steins liegt in einer Epithelzelle und fällt später in den

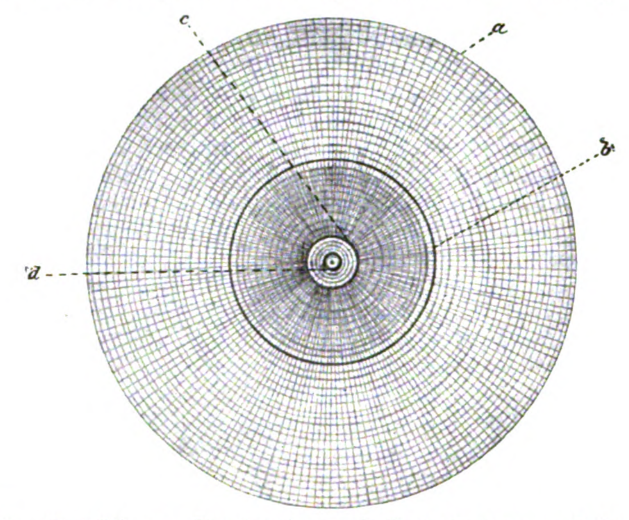


Fig. 111. Statolith von *Pterotrachea* nach TSCHACHOTIN. *a* äußere, *b* mittlere Grenze, *c* Grenze des Larvenstatolithen, *d* Hohlraum.

Hohlraum der Statocyste, um hier Schicht auf Schicht anzusetzen. Der Nervus staticus kreuzt einen zu den Augenmuskeln (**110** *am*) ziehenden Nerven (*nbo*) und tauscht mit ihm an dieser Stelle Fasern aus, was vermuten läßt, daß das Auge auch bei Lageveränderungen kom-

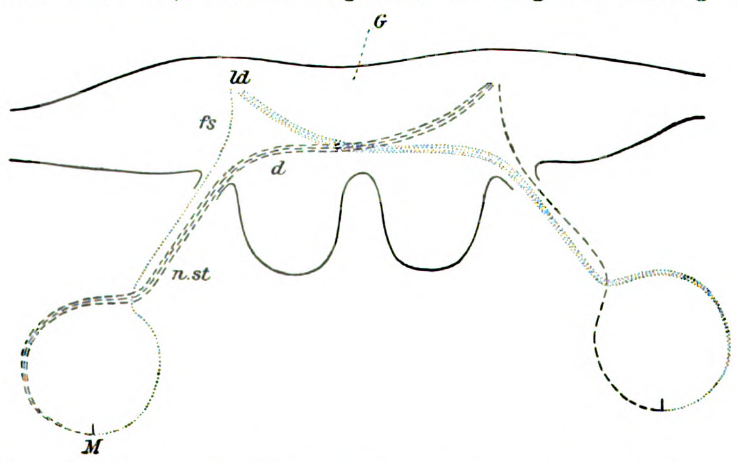


Fig. 112. Chiasma der Nervi statici und Korrespondenz der Maculae von *Pterotrachea*, nach TSCHACHOTIN. *G* Gehirn, *fs* feines, *d* dickes Bündel des N. staticus (*n.st*), *M* Macula.

pensatorische Bewegungen ausführt. Der Staticus besteht aus 2 Faserzügen, einem dicken und einem zarten. Die dicken kreuzen sich, wie Fig. **112** veranschaulicht, im Gehirn, während die feinen (*fs*) zu einer Gruppe von Ganglienzellen (*ld*) sich verfolgen lassen, in denen auch

das dicke Bündel der Gegenseite wurzelt. Neigt sich das Tier nach rechts, so fallen beide Statolithen nach dieser Seite. In der linken Statocyste werden die medialen Sinneszellen der Macula gereizt, in der rechten die äußeren. Beide Empfindungen gelangen zu derselben Gruppe von Ganglienzellen im Gehirn und können so eine einheitliche Gesamtempfindung auslösen, ähnlich der von Wirbeltieren bekannten „Korrespondenz der Netzhäute". Die Wimperborsten sind im aktiven Zustand gegen die Cystenwand umgebogen und dabei in zitternder Bewegung (**109**). Dadurch wird ein Strömen der Flüssigkeit gegen die Macula und von hier in entgegengesetzter Richtung (s. Pfeile) hervorgerufen, so daß der Statolith in der Mitte der Blase gehalten wird, wie eine auf einem Springbrunnen tanzende Glaskugel. Von Zeit zu Zeit gehen alle Borsten in die Ruhestellung über, indem sie sich aufrichten und dabei den Stein gegen die Macula drängen, wo er entsprechend der Körperstellung die Sinneszellen auf dieser oder jener Seite reizt und das Tier über seine Lage orientiert. Das Schlagen der Borsten soll nach TSCHACHOTIN autonom von den zugehörigen Zellen ausgehen, während das Aufrichten auf rhythmische Impulse des Gehirns zurückgeführt wird. Hierzu sei bemerkt, daß die Aufrichtung durch die natürliche Elastizität der Borsten erfolgen kann, sobald das Schlagen infolge Ermüdung aufhört. Daher zeigt sich das abwechselnde Schlagen und Aufrichten auch an isolierten Statocysten. Mit anderen Worten: auch die Borsten können sehr wohl der Empfindung dienen und die Nervenfasern ihrer Zellen können sensibel sein. Die Raumorientierung würde dann auf Grund mehrerer assoziierter Empfindungen zustande kommen. Solange die Kugel frei schwebt, ruhen sich die Sinneszellen der Macula aus und werden wieder für neue Reize empfänglich. Werden die beiden N. statici durchschnitten oder auch die Statocysten entfernt, so schwimmt das Tier umgekehrt mit der Flosse nach unten, überschlägt sich und rollt in verschiedenen Richtungen umher. Wird nur die linke Blase exstirpiert, so rollt das Tier um seine Längsachse nach rechts herum. Schallreize wirken nicht ein auf die Bewegungen. Es handelt sich hier also sicher um statische Organe, welche außerdem den Tonus der Körpermuskulatur beeinflussen.

Cephalopoden. Die Statocysten der Tintenfische liegen, abgesehen von *Nautilus*, der ventralen und hinteren Wand der Visceralganglien (I, **472**, S. 471) an und werden vollständig umschlossen von dem Kopfknorpel. Bei den Decapoden grenzen sie direkt an den von Blutgefäßen durchzogenen Knorpel (**113**, **114**), während bei den Octopoden (**116**) beide durch einen perilymphatischen Raum getrennt werden. Zahlreiche bindegewebige Züge mit Blutgefäßen durchziehen denselben und erhalten die Statocysten in ihrer Lage. Die Organe der Decapoden stehen auf einer höheren Stufe als diejenigen der Octopoden, was wohl damit im Zusammenhang steht, daß jene mehr auf eine schwimmende, vielfach sogar pelagische Lebensweise angewiesen sind. Nach den Zeichnungen von HUXLEY und PELSENEER sind sie bei *Spirula peronii* von gewaltiger Größe, etwa viermal so groß wie das Pedalganglion, dem sie sich hinten anlagern. Die höhere Organisation der Decapoden spricht sich darin aus, daß eine Anzahl durch Knorpel gestützte Zapfen [bei *Sepia* (**113**) und *Loligo* 11 oder 12, bei *Spirula* 8, *Sepiola* 6] gegen das Lumen vorspringen, welche teils zum Festhalten des Statolithen dienen, teils vielleicht bei Drehungen des Körpers die Blasenflüssigkeit gegen die sensiblen Epithelzellen lenken. Diese Zapfen fehlen

den Octopoden, mit Ausnahme von *Cirroteuthis*. Bei den Octopoden (**116**) kommt nur ein bindegewebiger von Epithel überzogener Wulst vor. Bei allen Tintenfischen verteilen sich die sensibelen Zellen auf zwei verschiedene Bildungen, auf eine **Macula statica**, welcher ein großer Statolith fast unbeweglich anliegt, und auf eine **Crista**

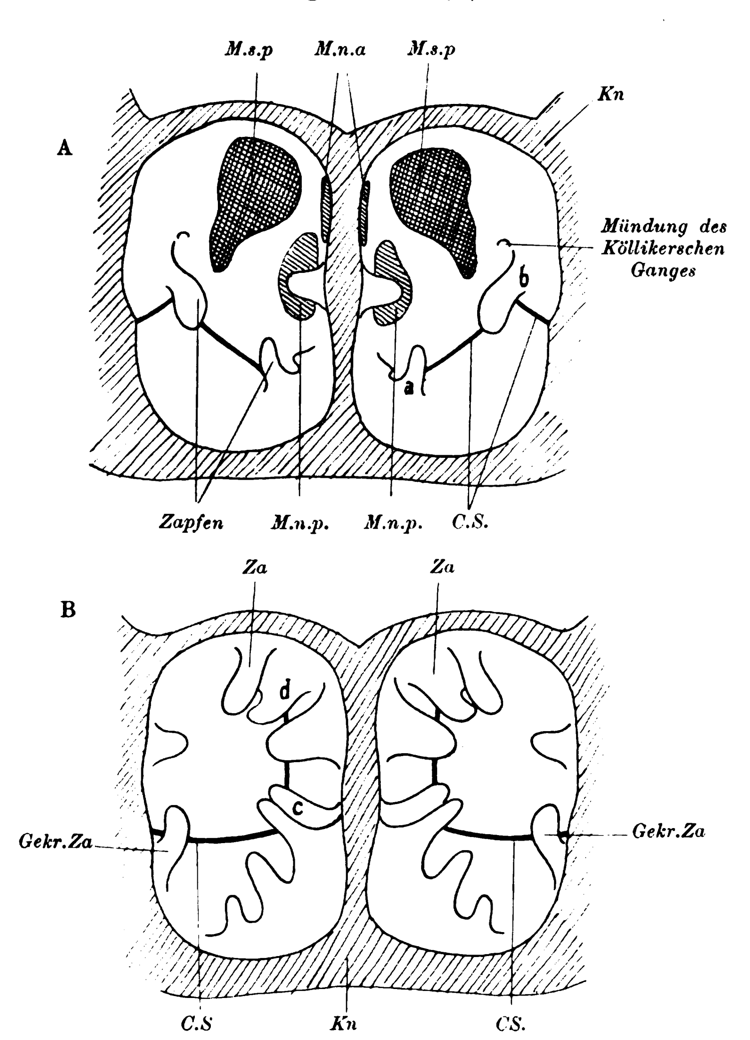


Fig. 113. Statocysten von *Sepia officinalis*, senkrecht zur Mediane halbiert. A vordere, B hintere Hälfte. Nach Hamlyn-Harris. *C.S* Crista statica, *Kn* Knorpel, *M.n.a*, *M.n.p* Macula neglecta anterior, posterior, *M.s.p* Macula statica princeps, *Za* Zapfen, *Gekr.Za* gekrümmter Zapfen.

statica, deren Cilien frei in das Lumen der Blase hineinragen. Die höhere Organisation der Decapoden kommt auch darin zum Ausdruck, daß ihre Macula in 3 Portionen zerfällt, in die große **Macula princeps**, welche einen ihrer Form entsprechenden Statolithen trägt, und in zwei kleinere mehr nach innen zu gelegene **Maculae neglectae**,

welche je einen durch Gallerte zusammengehaltenen Haufen von Statoconien tragen (113 A). Spätere Untersucher sollten darauf achten, ob sie nicht, wie die Maculae der Säuger, in senkrecht zueinander stehenden Ebenen liegen. Bei den Octopoden fehlen diese kleineren Maculae

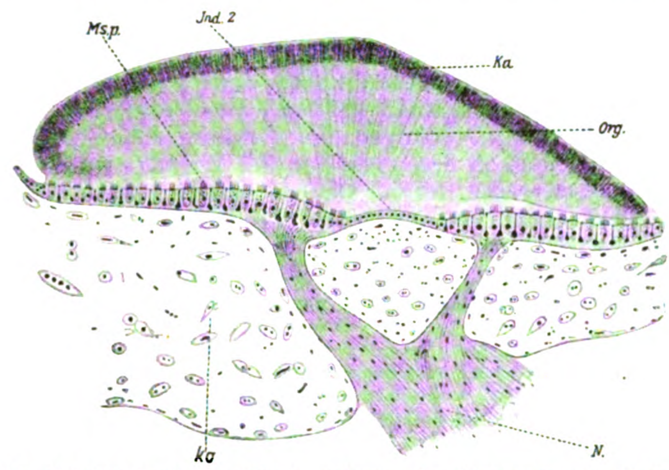


Fig. 114. Schnitt durch die Macula princeps der Statocyste von *Sepia officinalis* parallel der Schalenseite nach HAMLYN-HARRIS. *Ind.z* indifferente Zellen, *Ka* Kalkprismen, *Ko* Knorpel, *Ms.p.* Sinneszellen der Macula princeps, *N.* Nerv, *Org.* organischer Kern.

und damit auch die Statoconien. Fig. 114 zeigt einen Schnitt durch die Macula princeps von *Sepia*: in der Mitte liegt ein Streifen von indifferenten Epithelzellen und zu beiden Seiten die mit Härchen besetzten Sinneszellen alternierend mit Stützzellen. Diese Härchen

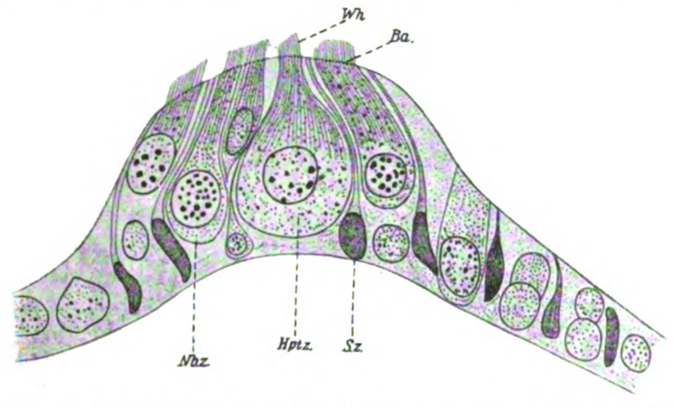


Fig. 115. Schnitt durch die Crista statica von *Sepia* nach HAMLYN-HARRIS. *Ba.* Basalkörner, *Hptz.* Hauptzellen, *Nbz.* Nebenzellen, *S.z.* Stützzellen, *Wh* Wimperhaare.

dringen ein in einen basalen nicht verkalkten Kern des Statolithen, um den herum der Kalk einen Mantel von schlanken Prismen bildet. Da der Stein also nicht frei beweglich ist, kann er wohl nur dadurch auf die Sinneszellen einwirken, daß er bei seinen geringen Ver-

schiebungen einen Zug auf sie ausübt. Bei den Octopoden hat der Statolith (**116**) die Form eines schiefen Kegels mit etwas gebogener Spitze, und auch hier ragen die Wimperbüschel der Sinneszellen in eine cuticulare Hüllmembran desselben hinein. Ebenso senken sich bei den Decapoden die Härchen der Maculae neglectae in die Gallertmasse ein, welche die spindel-, ei- oder nadelförmigen Statoconien zusammenhält. Die Kammlinie der Crista weist eine Reihe von großen „Hauptsinneszellen" (**115**) auf, welche zu beiden Seiten von kleineren Sinneszellen und Stützzellen begleitet werden. Die Vermutung liegt nahe, daß ihre Härchen über Drehungen und geradlinige Bewegungen orientieren, wie die Cristae in den Ampullen der Wirbeltiere. Der aus dem Pedalganglion stammende Nervus staticus spaltet sich in einen Ast für die Macula und einen für die Crista (**116** und I, **472**, S. 471). Der ectodermale Einstülpungskanal, der sog. KÖLLIKERsche Gang, persistiert bei allen Tintenfischen als ein blinder mit Flimmerepithel ausgekleideter Kanal, welcher in der Nähe der Macula princeps mit einer kleinen

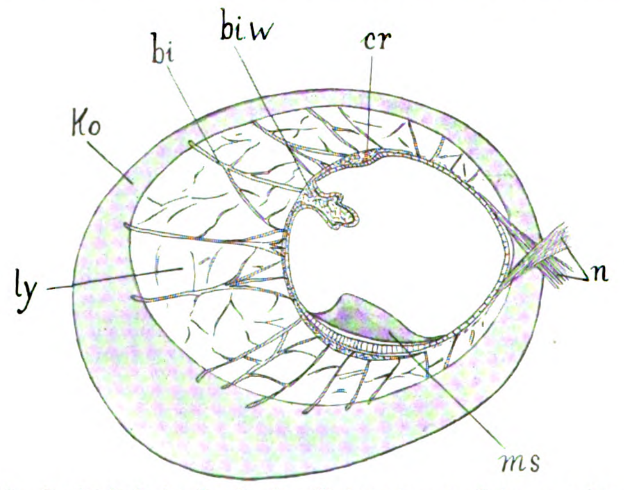


Fig. 116. Sagittalschnitt durch eine Statocyste von *Octopus*, schematisch, nach HAMLYN-HARRIS. *bi* Bindegewebe, *bi.w* bindegewebiger Wulst, *cr* Crista, *Ko* Knorpel, *ly* Lymphraum, *n* Nerv, *ms* Macula statica.

Oeffnung einmündet (**113** A). Bei den Decapoden liegt er im Kopfknorpel, bei den Octopoden im perilymphatischen Raum auf der Außenwand der Cyste.

Die statische Funktion dieser Organe geht deutlich daraus hervor, daß halbseitig oder beiderseitig operierte Tiere häufig um die Längsachse oder auch um die Querachse sich drehen. Mit Hilfe der Augen oder bei Berührung des Bodens kann aber trotzdem eine normale Bewegung zustande kommen. Eine Beeinflussung des Muskeltonus zeigt sich in den langsameren Bewegungen und darin, daß die Saugnäpfe nicht ordentlich festzuhalten vermögen. Die kompensatorischen Augenbewegungen, welche bewirken, daß die Pupille in jeder Kriechstellung horizontal steht, fehlen nach Exstirpation der Statocysten.

8. Tunicaten und **Amphioxus.** Eine unpaare Statocyste bildet sich nur bei den schwimmenden Formen, den Appendicularien, den Larven der Ascidien und der ersten Ammengeneration von *Doliolum.*

Das Fehlen eines solchen Organs bei den ebenfalls pelagisch lebenden Pyrosomen erklärt sich aus ihrer Abstammung von sessilen Ascidienkolonien. Bei den Erstgenannten liegt das mit Plattenepithel und

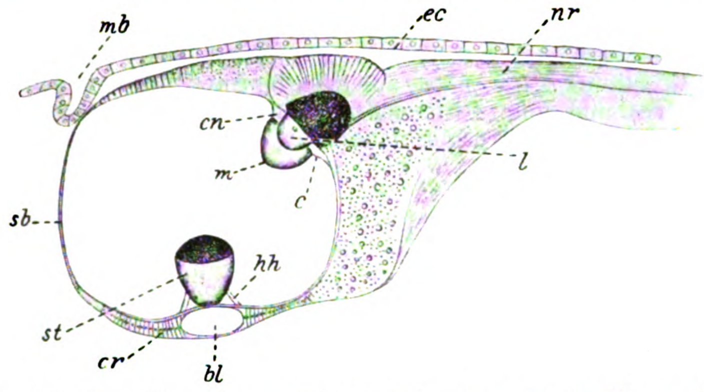
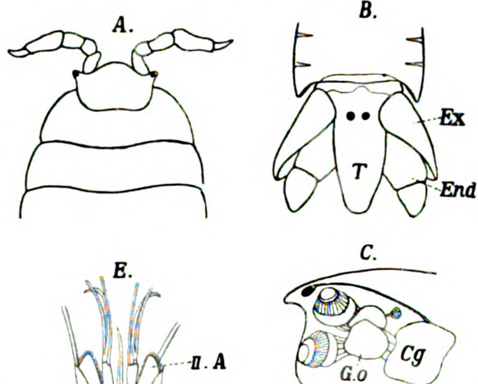


Fig. 117. Sinnesblase einer freischwimmenden Larve von *Ascidia mentula*, nach Kupffer. *bl* Blase, *cn* Kanal, *cr* Crista statica, *ec* Ectoderm, *l* Linse, *mb* Mundbucht, *nr* Nervenrohr, *m* Meniscus, *sb* Sinnesblase, *st* Statolithenzelle.

Härchen ausgekleidete Organ dem Gehirn (linksseitig) an und umschließt einen runden geschichteten Statolithen. Die Blase geht durch Abschnürung aus dem zuerst hohlen Gehirn hervor und lag wohl ursprünglich median. Bei der pelagischen ersten Ammengeneration von *Doliolum* ist die Statocyste ähnlich gebaut (**118**), liegt aber merkwürdigerweise weit ab vom Gehirn und ganz asymmetrisch auf der linken Körperseite, im 3. Intermuskularraum ungefähr in halber Körperhöhe. Der Abstand von der Körpermediane kann wohl nur den Zweck haben.



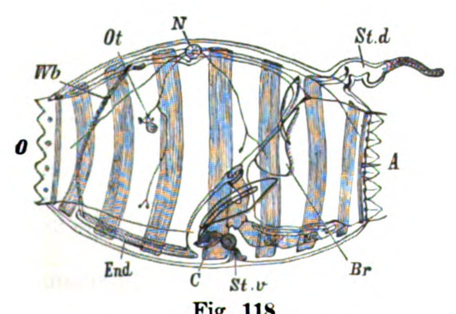
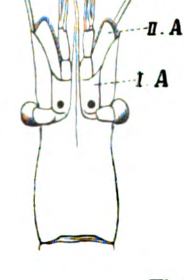


Fig. 118.



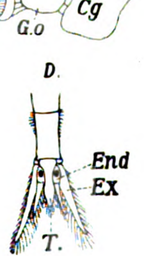


Fig. 119.

Fig. 118. Erste Ammengeneration von *Doliolum denticulatum* nach Grobben. *A* Kloake, *Br* Kieme, *C* Herz, *N* Gehirn, *O* Mund, *Ot* Statocyste, *St.d*, *St.v* dorsaler, ventraler Stolo.

Fig. 119. Lage der Statocysten (als schwarze Punkte eingetragen) bei Krebsen: A Landassel *Platyarthrus*, B Assel *Anthura gracilis*, C Flohkrebs *Ampelisca*, D Schizopode *Leptomysis*, E. Decapode *Palaemon*. Nach verschiedenen Autoren aus Hesse.

das Organ empfindlicher zu machen, indem es bei Drehungen des Körpers um die Längsachse größere Exkursionen beschreibt, als wenn es in der Mitte liegt. Die Statocyste mündet durch eine kleine Oeffnung nach außen. Alle ihre Zellen scheiden lichtbrechende Tröpfchen ab, welche zu dem Statolithen zusammenfließen. Bei *Doliolum Mülleri* soll er von einer Zelle gebildet und festgehalten werden, welche in einer napfförmigen Vertiefung frei nach außen vorspringt (also wie bei einer Ascidienlarve) und von 2 Sinneszellen umgeben wird. Es ist rätselhaft, warum bei dem Geschlechtstier von *Doliolum* und der Gattung *Salpa* die Statocyste fehlt, obwohl sie unter denselben Verhältnissen leben und ähnlich organisiert sind wie jene erste Generation. Aus diesen merkwürdigen Verhältnissen scheint hervorzugehen, daß die Statocyste von *Doliolum* eine Neubildung eigener Art ist, welche mit der aus dem Gehirn entstandenen Statocyste der übrigen Tunicaten nichts zu tun hat, sondern aus einer linksseitigen Hauteinsenkung hervorgegangen ist, wie sie ja auch an Ort und Stelle entsteht und sich nicht vom Gehirn abschnürt. Der Zustand von *D. Mülleri* wäre dann als ein primitiver anzusehen. Dann wird es auch verständlich, daß dieses in phyletischer Beziehung junge Organ sich noch nicht auf das Geschlechtstier vererbt hat und auch Salpa fehlt. Weitere Untersuchungen müssen entscheiden, ob dasselbe wirklich bei allen Arten von *Doliolum* nur der linken Körperseite zukommt; nach Uljanin geht die Blase aus einem Haufen von Sinneszellen hervor, und ein ebensolcher befindet sich auf der rechten Seite. Bei den Ascidienlarven finden wir auf der Ventralseite der Gehirnblase (I, **477**, in diesem Buch **117**, **474**) ein eigentümliches Klöppelorgan, von dem nicht viel bekannt ist, und welches als statischer Apparat gedeutet wird. Es besteht aus einer großen birnförmigen Zelle, welche so weit über das sie umgebende polsterförmig verdickte Epithel hervorragt, daß sie auf ihm zu balancieren scheint. Ihr distales breites Ende wird eingenommen von einem harten, stark pigmentierten Statolithen. Unter ihm tritt zuweilen eine große Blase im Epithel auf. Die umgebenden Zellen tragen Härchen, sie scheinen sensibel zu sein und durch den Druck der Klöppelzelle gereizt zu werden. Dieser Zustand einer zum Gehirnepithel gehörigen Statocyste kann als ursprünglich gelten, aus dem dann durch Abschnürung die Blase der Appendicularien geworden ist, wie die Ontogenie beweist. Von dem *Amphioxus* kennt man bis jetzt keinen statischen Apparat, obwohl seine appendicularienartigen Vorfahren (vgl. den Stammbaum I, S. 488) ihn gehabt haben werden und Tiere, die sich in den Sand eingraben, ihn meist besitzen, wie wir oben sahen. Als Hypothese möchte ich die Ansicht vertreten, daß das Infundibularorgan (I, S. 481) eine statische Funktion hat, da seine langen Cilien nach der dem Boden anliegenden Körperseite überfallen werden wie die Sinneshaare der Taschenkrebse. Seine Lage am Boden des Ventrikels entspricht derjenigen jener Klöppelzelle bei den Appendicularien.

9. Unter den **Krebsen** finden sich Statocysten, wie oben schon hervorgehoben wurde, in ganz unregelmäßiger Verbreitung, und zwar namentlich bei pelagischen Gruppen und bei Sandbewohnern. Sie sind zuweilen unpaar (z. B. unter den Amphipoden bei Platysceliden, Ampelisciden [**509** *sta*, **119** C] und anderen Gammariden), meist aber paarig, und liegen dann gewöhnlich am vordersten oder hintersten Körperpol: so im Kopf bei einigen Asseln (A), bei *Gammarus pulex*,



ferner bei allen Decapoden und einigen Anomostracen im Basalglied der kleinen Antennen (E), im letzten Körpersegment bei der marinen Assel *Anthura* (B) und im Endopodit des letzten Beinpaares bei allen Mysiden (D). Eine besondere Stellung nimmt das Organ von *Gammarus pulex* ein, indem es aus Konkretionen besteht, die einem Gehirnnerven eingelagert sind. Die Deutung als statischer Apparat ist unsicher. Bei den übrigen Krebsen bleibt das durch Einstülpung der Haut entstehende Organ entweder durch einen feinen Kanal dauernd offen (*Anthura*, Anomostracen, die meisten Macruren) oder es schließt sich. Es gibt in letzterer Hinsicht auch Zwischenformen. So ist bei den Mysiden die Blase so gut wie vollkommen abgeschlossen und enthält daher auch einen selbstgebildeten Statolithen. Bei den Taschenkrebsen ist sie auf dem Stadium der *Megalopa*-Larve offen und enthält Steinchen, später schließt sie sich und entbehrt derselben. Nach jeder Häutung ist aber die Oeffnung für eine kurze Zeit vorhanden. Unter den Tiefseekrabben gibt es einige, deren Statocyste dauernd offen bleibt und Steinchen enthält. Das vielfach vereinzelte Vorkommen und die verschiedene Lage weist darauf hin, daß diese Organe bei mehreren Unterordnungen der Krebse unabhängig voneinander entstanden, also trotz ihrer großen Aehnlichkeit im Bau zum Teil polyphyletischen Ursprungs sind und auf Homoiologie beruhen. Die offenen Statocysten enthalten im allgemeinen Fremdkörper (Sand), die geschlossenen je einen selbstgebildeten Statolithen. *Anthura* steht trotz des Kanals schon auf der letzteren Stufe. Bei Anomostracen und Brachyuren ist die Blase vielfach ganz leer. Wir besprechen diese Organe etwas eingehender von den Mysiden und Decapoden, weil sie hier histologisch und physiologisch genau untersucht sind.

Mysiden. Bei *Mysis flexuosa* liegt die eiförmige Statocyste an der Wurzel des Innenastes des 6. abdominalen Beinpaares und erhebt sich auf ihrer äußeren und ventralen Fläche zu einem Hügel von Sinneshaaren, welche sich in den Statolithen einsenken (**120**). Diese

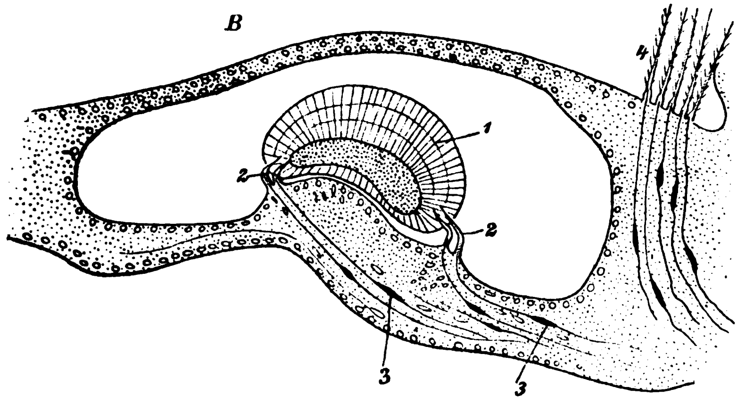


Fig. **120**. Längsschnitt durch die Statocyste von *Leptomysis gracilis* nach BETHE. *1* Statolith, *2* Sinneshaare, *3* Sinneszellen, *4* freie Sinneshaare.

Ventralfläche liegt nicht genau horizontal, sondern ist unter 45° nach innen geneigt (**121**). Am Hinterende öffnet sich die Blase mit einem kleinen Spalt, dessen Ränder sich aber so aneinander legen, daß er fast geschlossen ist. Der Spalt setzt sich nach vorn und hinten in

eine Chitinrinne fort, welche an der Außenseite von einer Reihe von Haaren begleitet wird (**120, 121**). Der ovale 0,3 mm lange Statolith besteht aus einem inneren organischen Kern, welcher, wie es scheint, nach außen einen anorganischen kristallinischen Mantel mit Schichtung und radiärer Streifung ausscheidet. Er besteht merkwürdigerweise aus reinem Fluorcalcium. Die Sinneshaare der Macula durchbohren den Mantel und dringen bis in den Kern ein. Sie sind in einer nicht ganz geschlossenen Kreislinie angeordnet. Die 5 hintersten Haare sind stärker als die übrigen, welche in zwei Reihen stehen. Zusammen sind ca. 65 Sinneshaare vorhanden. In dem Hügel liegen zwischen gewöhnlichen Zellen die Sinnesnervenzellen, deren Ausläufer sich je bis in die Spitze eines Haares verfolgen lassen. Werden die Statocysten ent-

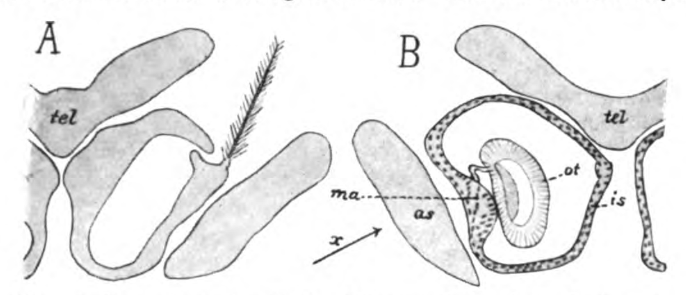


Fig. 121. A Querschnitt durch den Eingang der rechten Statocyste. B Querschnitt durch die Mitte der linken Statocyste von *Mysis flexuosa* nach BETHE. *tel* Telson, *is* Innenseite, *as* Außenseite, *ma* Macula, *ot* Statolith.

fernt, so treten rotierende Bewegungen ein und Schwimmen in der Rückenlage bei aufwärts gekrümmtem Hinterleib (Tonuswirkung). Wird ein Organ ausgeschaltet, so tritt die Dorsalkrümmung nur auf der operierten Seite, aber keine Rotation ein, und die normale Stellung bleibt erhalten. Eine Statocyste genügt also hierfür, und beide Statocysten arbeiten in demselben Sinne zusammen im Gegensatz zu den bodenbewohnenden Krebsen (vgl. S. 97). Am Schwanzende von *Mysis* findet sich noch eine Anzahl freier Sinnesborsten (**120**, *4*) welche von HENSEN als Hörhaare gedeutet wurden. Es hat sich aber herausgestellt, daß sie nicht auf Schallreize, sondern nur auf Erschütterungen reagieren und große Sprünge veranlassen, vielleicht unter Mitwirkung der Statocysten.

Decapoden. Die Statocyste liegt im Basalglied der ersten Antenne (**122**) unter der Dorsalwand, und ihre dünne Chitinauskleidung wird bei jeder Häutung abgeworfen. Die Einstülpungsöffnung bleibt erhalten bei Macruren und einigen Tiefseekrabben, während sie bei den Brachyuren im allgemeinen sich schließt. Nur bei den *Megalopa*-Larven und gleich nach der Häutung ist sie vorhanden. Bei den Macruren bildet sich eine Macula mit Sinneszellen am Boden oder an der Seite der Blase. Die Brachyuren besitzen drei sensible Regionen. Die Sinneshaare auf diesen Erhebungen stehen meist in gebogenen Reihen (**123**) und sind federförmig, häufig auch hakenförmig gekrümmt und meist kurz und dick. Bei den Krabben kommen oft sehr lange sog. „Fadenhaare" vor. Die Zahl und Anordnung der Haare wechselt bei den verschiedenen Arten: Hummer 250, *Astacus marinus* 450 in 4 Reihen, *Crangon* nur eine Reihe mit 7—8, *Palaemon antennarius* ca. 40, *Carcinus maenas* an die 300, darunter ca. 30 „Hakenhaare", 46 „Fadenhaare", und über



200 kurze „Gruppenhaare“, welch letztere auf einem Haufen zusammen stehen. Vor der Häutung eines Haares ziehen sich die Zellen aus ihm zurück und sammeln sich unter der Epidermis an. Sie scheiden hier das Chitin eines neuen Haares aus und dringen in dasselbe mit dem Ausläufer einer Sinneszelle ein. Das neue Haar schiebt sich in den Hohlraum des alten hinein, welches dann bei der Häutung abgeworfen wird. In den offenen Statocysten liegen die Sandkörner entweder frei oder durch ein Drüsensekret an den Haaren angeklebt. Sie treten auf einem bestimmten Larvenstadium zuerst auf und werden nach jeder Häutung, wie bei *Palaemon* festgestellt werden konnte, durch Bewegungen der Scheren wieder in die Blase gebracht.

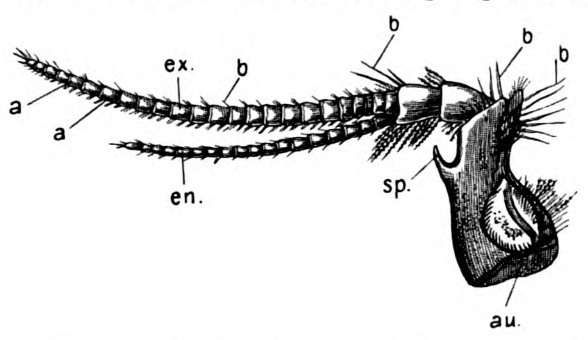


Fig. 122. Erste rechte Antenne von *Astacus fluviatilis* von innen nach HUXLEY. *a* Riechborsten, *ex* Außenast, *en* Innenast, *au* Statocyste, *b* Tastborste, *sp* Sporn.

Bei den schwimmenden Macrurenlarven zeigen sie sich zuerst nach der vierten Häutung, bei den Brachyuren auf dem *Megalopa*-Stadium. Später schließt sich bei den Krabben die Oeffnung, die Statolithen fehlen und werden ersetzt durch die Lageveränderungen der Fadenhaare. Einige Decapoden (*Sergestes*, *Leucifer*, *Hippolyte*, *Mastigopus*) haben eine geschlossene Blase mit einem großen selbstgebildeten Statolithen. Bei gewissen Tiefseekrabben wurde eine offene Blase mit mehreren Statolithen beobachtet.

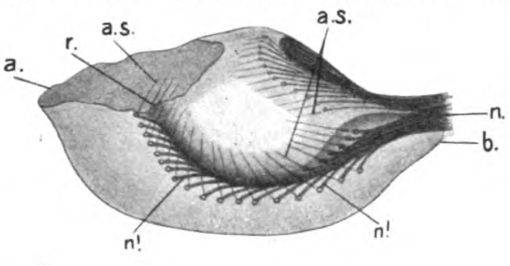


Fig. 123. Statocyste des Flußkrebses nach HUXLEY, herausgelöst, von der Außenseite, $^{15}/_{1}$. *a* Mündung des Sacks, *a.s* Sinnesborsten, *b* inneres Ende des Sacks, *n*, *n'* Nerven, *r* Leiste.

Durch eingehende Versuche hat sich herausgestellt, daß die decapoden Krebse nicht, wie man früher glaubte, auf Schallreize reagieren. Dies geschieht nur, wenn die Töne so stark sind, daß sie gleichzeitig eine Erschütterung des Wassers oder des Bodens hervorrufen. Auf die Beweise für die statische Funktion der geschilderten Organe bin ich schon oben eingegangen.

10. Insekten. Statische Organe sind im allgemeinen von den Insekten nicht bekannt, vermutlich weil die Raumorientierung durch die Augen oder die Füße erfolgt, oder weil sie sich während des Fluges im stabilen Gleichgewicht befinden und durch Aenderung der Flügelstellung steuern. Eine Ausnahme machen einige Wasserwanzen und die Ephemeriden, welche Einrichtungen besitzen, denen zweifellos eine statische Funktion zukommt. Für die Halteren der Dipteren hat

sich neuerdings eine andere Funktion als viel wahrscheinlicher herausgestellt. Dieses zerstreute Vorkommen läßt vermuten, daß solche Organe noch in viel weiterer Verbreitung vorhanden sind, denn es gibt viele Insekten, welche auch im Dunkeln zu gewissen Lebenszeiten eine bestimmte Bewegungsrichtung oder Körperstellung einhalten. So kriechen sehr viele Insektenlarven nach dem Ausschlüpfen nach oben, so hoch sie kommen können, wodurch sie zu den Zweigspitzen mit jungen Blättern geführt werden; eben ausgeschlüpfte Schmetterlinge wandern so lange umher, bis sie eine Gelegenheit gefunden haben, den Hinterleib senkrecht herabhängen zu lassen, usf.

A. Wasserwanzen.

Bei den Larven von *Ranatra*, *Nepa* und Verwandten liegt am Seitenrande des Bauches eine Atemrinne (**124** A), in welche die Stigmen sich öffnen. Ihre Ränder sind mit großen gefiederten Deckborsten (*db*) besetzt, durch welche die Luft festgehalten wird, wenn das Tier sich unter Wasser befindet. Im 3.—6. Abdominalsegment finden sich je ein Paar sackartige Sinnesgruben (*c*) in der Rinne. Die Fiederborsten überragen sie vom medialen Rande aus, am Außenrande aber fehlen sie und werden ersetzt durch zarte bewegliche Sinnesborsten (*sb*). Befindet sich nun eine solche Grube in

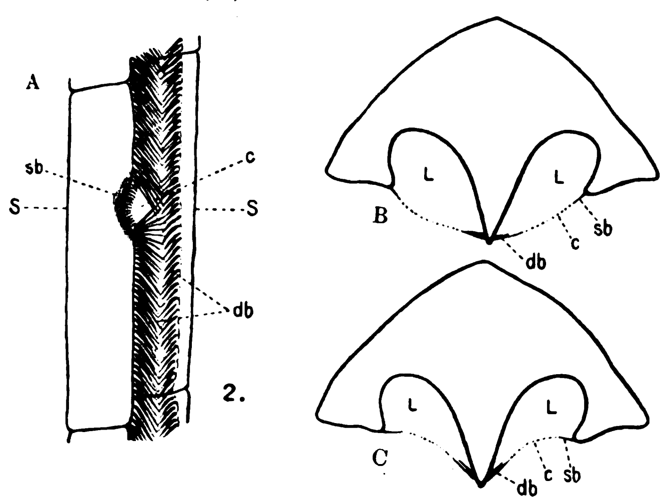


Fig. 124. Atemrinne einer *Ranatra*-Larve nach BAUNACKE. *S—S* Richtung der Schnitte B und C, B bei hoher Lage der Sinnesgrube *c*, wodurch die Luft *L* die Sinnesborsten *sb* nach außen drückt, C bei tiefer Lage, wobei das Wasser die Sinnesborsten nach innen drückt. *db* Deckborsten.

hoher Lage (B), so sammelt sich hier viel Luft und springt mit einer konvexen Fläche gegen das Wasser vor. Dadurch werden also die Sinnesborsten nach außen geschoben. Umgekehrt drückt bei tiefer Lage das Wasser sie nach innen (C). So kann also durch den Auftrieb der Luft in der Atemrinne das Tier über seine Lage im Raum orientiert werden. Bei der letzten Häutung verschwinden die Atemrinne und das Paar Sinnesgruben im 3. Segment. Die übrigen 3 Paare im 4. bis 6. Segment werden viel flacher, und indem die Deckborsten derselben

untereinander zu einer „Borstenmembran“ verschmelzen, entstehen sehr merkwürdige Organe, welche früher als „siebförmige oder falsche Stigmen“ bezeichnet wurden, ehe ihre sensible Natur erkannt war. Es sind ovale Platten (**125**) von etwa $^1/_2$ mm Länge, welche von einem nach innen vorspringenden Chitinwulst eingerahmt werden, an den sich nach außen ein Streifen weichen durchsichtigen Chitins, der Isolierring, anschließt. Der Wulst ist auf seiner äußeren Hälfte mit vielen Sinnesborsten besetzt, während die mediale Seite fast frei von ihnen ist, aber eine kleine vorspringende Deckfalte bildet, unter der in der Tiefe eine große Trachee mit einem Stigma sich öffnet. Die Borstenmembran ist dicht in den Chitinwulst eingespannt und läßt in der Flächenansicht die Durchschnitte vieler großer und kleiner Sinnesborsten erkennen, wodurch der Eindruck einer „Siebplatte“ vorgetäuscht wird. Der feinere Bau läßt sich am besten auf einem Querschnitt (**126**) studieren. Das Chitin der Haut besteht aus 2 Schichten (*a*, *b*); an der „Siebplatte“, wie wir die von den Sinneszellen durchsetzte Region nennen wollen, aus 3 Schichten. Die Hypodermis läßt keine Zellgrenzen erkennen. Auf der Siebplatte sitzen von sensiblen Elementen die „Kegelborsten“ und die großen pilzförmigen „Sinnesborsten“. Die letzteren verschmelzen mit den Deckborsten zu der Borstenmembran, die das ganze Organ nach außen abschließt. Zwischen Siebplatte und Borstenmembran breitet sich ein spaltförmiger Luftraum aus, welcher unter Wasser dem Organ einen silbernen Glanz verleiht. In die Kegelborsten setzen sich die Ausläufer von kleinen Sinneszellen, in die Sinnesborsten solche von viel größeren fort, während die proximalen Enden in einem Nerven wurzeln, welcher sich zwischen Fettzellen auf der Innenseite des Organs reich verästelt und mehrere ganglienartige Anschwellungen bildet. Das Stigma liegt an der medialen Seite, und von hier gelangt die Luft in den Luftraum, denn die Borstenmembran ist mit dem Randwulst so fest verbunden, daß keine Luft von außen eindringen kann. Durch das

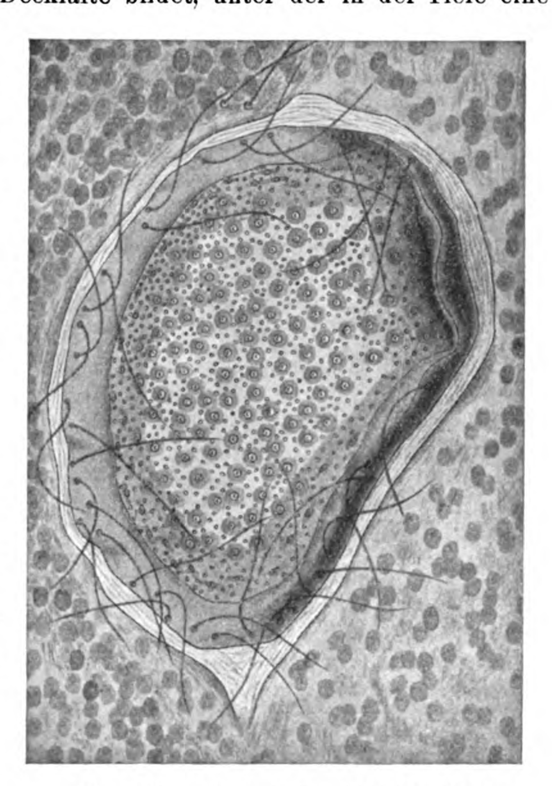


Fig. 125. Abdominales statisches Sinnesorgan von *Nepa cinerea* (Imago). Am Randwulst rechts oben die Deckplatte über der Stigmentasche. Um den Randwulst herum der hellere Isolierring. Auf dem Sinnesfelde die Querschnitte der großen und kleinen Sinnesborsten. Nach BAUNACKE.

Tracheensystem kommunizieren also alle 6 Organe miteinander. Liegt ein solches Organ hoch, so dringt viel Luft in den Luftraum, biegt die Membran nach außen vor, und reizt dadurch die großen Sinnesborsten. Bei tiefer Lage wird die Membran durch das Wasser nach innen ge-

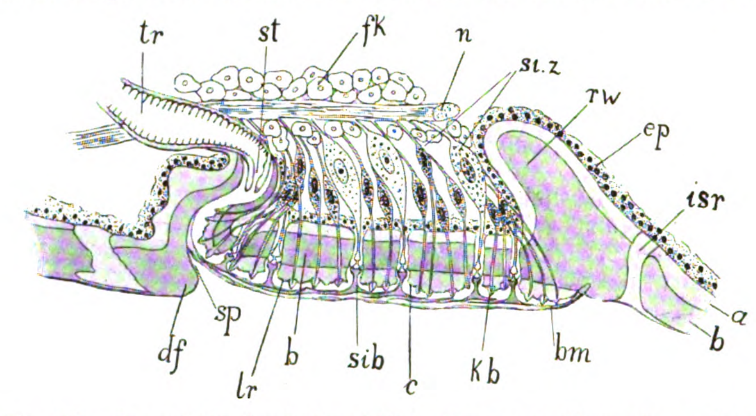


Fig. 126. Querschnitt durch das statische Organ von *Nepa cinerea*, kombiniert nach Figuren von BAUNACKE. *a*, *b*, *c* Chitinschichten, *bm* Borstenmembran, *df* Deckfalte, *ep* Epidermis, *fk* Fettkörper, *isr* Isolierring, *kb* Kegelborste, *lr* Luftraum, *n* Nerv, *rw* Randwulst, *sib* Sinnesborste, *si.z* Sinneszelle, *sp* Stigmenspalt, *st* Stigma, *tr* Trachee.

drückt. Die Kegelborsten dienen vermutlich zur Wahrnehmung der Luftbewegung. Die Richtigkeit dieser Deutung geht daraus hervor, daß sowohl Larven wie Imagines unter Wasser immer das Bestreben haben nach oben zu kriechen, auch wenn ihre Augen durch einen Lacküberzug ausgeschaltet sind.

B. Ephemeriden.

Bei den Larven und Imagines der Eintagsfliegen kommt ein statisches Organ vor, welches nach seinem Entdecker das PALMENsche genannt wird. Es liegt in der Mitte der Stirn (**127**) hinter den 3 Punktaugen und zwischen den beiden Facettenaugen und besteht aus 4 Tracheen, welche hier unter Verwachsung offen endigen und dabei durch einen rundlichen lamellösen Chitinkörper zusammengehalten werden. Das Lumen jeder Atemröhre setzt sich tief in diesen Körper hinein fort (**128**), entbehrt hier aber auffallenderweise einer epithelialen Auskleidung. Zwischen den Lamellen sollen sich nach einer Auffassung Luftspalten befinden, und die Schichten sollen mit Härchen bedeckt sein, während der Körper nach neueren Untersuchungen solid ist und nur aus abwechselnd dichten und dünnen Chitinlagen sich zusammensetzt, deren äußerste mit der Intima der Tracheen zusammenhängt. Im Zentrum findet sich eine nichtgeschichtete unregelmäßige Masse, welche offenbar zuerst ausgeschieden ist. Ueber die Ontogenie ist nichts be-

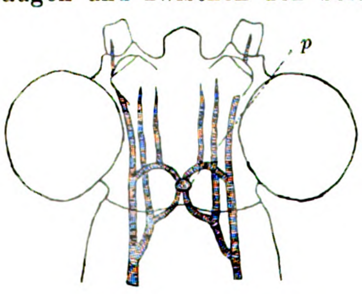


Fig. 127. Ephemeridenkopf von oben mit PALMENS Organ (*p*) nach GROSS.

kannt. Man kann daher nur vermuten, daß sich von der Hypodermis ein Bläschen abschnürt, welches zuerst die zentrale Masse ausscheidet. Gegen dieses Bläschen werden dann die 4 Tracheen bis zur Berührung vorwachsen. Indem das Bläschen nun eine Chitinschicht nach der anderen sezerniert, wächst der Chitinkörper zwischen den Enden der Tracheen nach außen vor (**129**, A). Schließlich verwächst das Epithel des Bläschens mit der Hypodermis der Tracheen, und die im Innern des Körpers befindlichen Epithelien, sowohl die des Bläschens wie diejenigen der Tracheen, obliterieren (**129**, B).

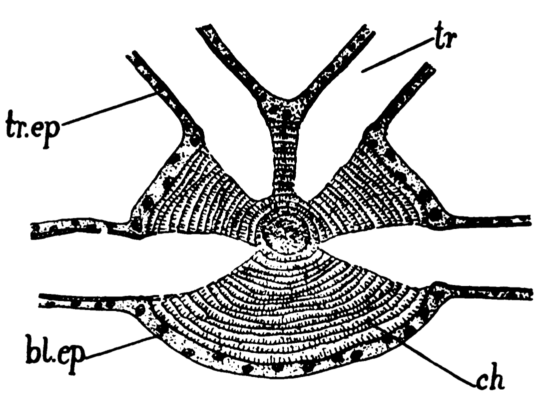


Fig. 128. Horizontalschnitt durch das Palmensche Organ der Ephemeriden-Nymphe *Heptagenia interpunctata*. Nach Wodsedalek. *bl.ep* Bläschenepithel, *ch* Chitin, *tr* Trachee, *tr.ep* Tracheenepithel.

Für diese Hypothese spricht, wie Fig. **128** erkennen läßt, daß das Epithel des Bläschens eine andere Beschaffenheit zeigt, als dasjenige der Tracheen und damit seinen differenten Ursprung bekundet. Nerven treten nicht direkt an das Organ heran, da aber die 4 Tracheen von Nerven versorgt werden und der Chitinkörper auf diese, je nach seiner Lage, einen verschiedenen Zug ausüben muß, so läßt sich wohl verstehen, daß wir es hier mit einem statischen Reizapparat zu tun haben. Die Nymphen der Ephemeriden lieben die Berührung von oben oder unten. Sie kriechen mit Vorliebe auf die Unterseite von Steinen. Entfernt man das Organ, so bleiben sie stunden-, wochen-, ja zuweilen monatelang auf der Oberseite. In der Regel kehrt die Fähigkeit zur Aufsuchung der Unterseite des Steines bei operierten Tieren auch im Dunklen nach einigen Wochen zurück infolge der Kontaktreizbarkeit der Haut. Hängt man jedoch den Stein ins Wasser, so verteilen sich die operierten Tiere gleichmäßig über seine Oberfläche, während die normalen alle die Unterseite aufsuchen. Das Palmensche Organ zeigt den Tieren also zweifellos an, ob der Rücken oder der Bauch nach unten gekehrt ist. Ueber seine Bedeutung für die Imagines ist nichts bekannt.

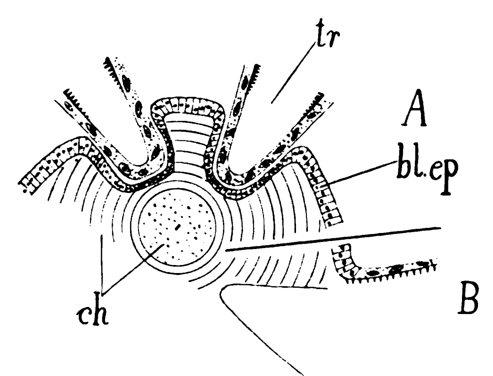


Fig. 129. Hypothetisches Schema der Entstehung des Palmenschen Organs der Ephemeriden. Orig.

C. Die Halteren

der Dipteren entwickeln sich aus den Imaginalscheiben der Hinterflügel, stellen also das umgebildete zweite Flügelpaar dar. Sie sind vielfach als Gleichgewichtsorgane angesehen worden, weil das Flugvermögen sehr herabgesetzt ist oder ganz fehlt, wenn diese Organe ganz oder teilweise entfernt werden. Wie oben (S. 35) gezeigt wurde, erklärt sich dies daraus, daß ihre durch das Schwirren gereizten Sinneszellen ihre Erregung den Flügelmuskeln zuleiten und sie dadurch zur Kontraktion bringen. Die Halteren sind reich an Nerven und verschiedenartigen Sinnespapillen (**22**), beherbergen in der basalen Anschwellung auch zwei chordotonale Organe.

D. Die statopelotaktischen Sinnesorgane

gewisser, im Schlamm lebender Mückenlarven haben wir schon oben (**28**, **29**, S. 36) erwähnt. Es sei hinzugefügt, daß die sehr durchsichtige, ebenso lebende Larve von *Ptychoptera contaminata* am 10. und 11. Abdominalsegment je zwei Sinnesorgane (**130**) hat, die wohl nur dazu dienen können, der langen Atemröhre den Weg aus dem Schlamm nach oben zu weisen. Die genaueren Verhältnisse bedürfen noch der Untersuchung. An die uhrglasförmig vorgewölbte Epidermis setzt sich mit glockenartiger radiärstreifiger Sehnenmembran (*m*) ein Muskel, und in dem so gebildeten Hohlraum liegen 2—3 gallertig-weiche Kugeln (umgewandelte Zellen?). Eine hinzutretende Ganglienzelle beweist die sensibele Natur. Bei den Bewegungen der Larve kontrahiert sich der Muskel und wirbelt die Kügelchen umher. **130** A entspricht der

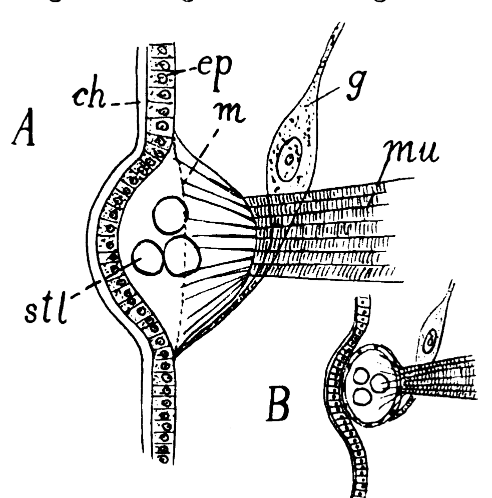


Fig. 130. Statocyste der Mückenlarve *Ptychoptera contaminata*. A nach GROBBEN, von der Seite gesehen, etwas verändert. B nach der Auffassung des Verfassers. *ch* Chitin, *ep* Epidermis, *g* Ganglienzelle, *m* ventrale Membran der Cyste, *mu* Muskel, *stl* Statolith.

GROBBENschen Zeichnung und Schilderung, die aber nicht richtig sein kann, denn es fehlt ein sensibeles Epithel; aus B geht hervor, wie das Organ vermutlich gebaut ist. GRABER hat von einer nicht näher bestimmten, im Schlamm lebenden Dipterenmade im 10. Segment eine birnförmige dorsale Blase unter der Haut mit 8 gestielten Chitinkugeln beschrieben; ferner beobachtete er im 3. Fühlerglied von *Syrphus balteatus* und anderen Fliegen eine rundliche Hauteinstülpung mit Sinnesborsten, aber ohne Reizkörper (?), deren statische Funktion vermutet wird.

E. Polyphyletische Entstehung der Schwerkraftorgane.

Für die Stammesgeschichte spielen sie nur eine untergeordnete Rolle wegen ihres sporadischen Auftretens in den verschiedenen Tier-

kreisen. Eine Ausnahme machen die Mollusken, denen sie ja, abgesehen von den Amphineuren und einigen sessilen Gattungen, ganz allgemein zukommen. Bei Gastropoden und Lamellibranchiern führt der Weg von zahlreichen Statoconien schließlich zu einem großen Statolithen, und nur bei hochstehenden pelagischen Schwimmern (Heteropoden, Tintenfischen) entwickeln sich an dem Statocystenepithel besondere sensibele Leisten. Diese Organe sind aber wichtig, weil sie beweisen, daß fast identische Bildungen in ganz verschiedenen Klassen unabhängig voneinander auftreten können, z. B. die geschlossenen, mit vielen Statoconien ausgerüsteten Blasen der Synapten (**100**), gewisser Anneliden (**101**) und vieler Mollusken (**108**). Sie liefern ferner gute Beispiele für eine geradlinige Vervollkommnung (Orthevolution), indem immer dieselben Differenzierungswege eingeschlagen werden: das Organ liegt zuerst ganz frei (**95** A), wird dann zu einer offenen Grube (**92**) oder Blase (**95** B, **98**, **102**, **122**) und schließlich zu einer geschlossenen Statocyste; als Reizkörper dienen zuerst von außen aufgenommene harte Gebilde (Sand, Diatomeen u. dgl.) bei Anneliden, primitiven Muscheln, decapoden Krebsen, die nach dem Verschluß durch selbsterzeugte Konkremente ersetzt werden, welche zuerst in großer Zahl und später als ein Stein auftreten. Auf Gebrauchswirkungen lassen sich diese Verbesserungen nicht zurückführen, es liegt also nicht Orthogenese, sondern Orthoselection vor. Die statischen Organe sind in ihrem ersten Auftreten und ihrer Vervollkommnung nur vom selectionistischen Standpunkt zu verstehen. Sie treten fast immer in der Nähe von nervösen Zentren (Marksträngen, Ganglien) auf, weil sich hier Anhäufungen von Sinneszellen mit Vorliebe finden. Erheben sich durch zufällige Variation solche Hautstellen klöppelartig oder sinken sie zu einer Blase ein, die sich mit Sandkörnern füllt, so kann die Erdschwere auf sie einwirken und den Gegensatz von oben und unten dem Tier zur Empfindung bringen. An sich wirkt die Gravitation auf alle Körperteile beständig in gleicher Weise ein und kann nicht diese entgegengesetzten Wirkungen gehabt haben. Die Klöppelorgane der Hydromedusen (**95**), Scyphomedusen (**96**), Ascidien (**117**) und Seeigel (**99**) zeigen, daß dasselbe mechanische Prinzip in ganz verschiedenen Gruppen Verwendung findet. Die polyphyletische Entstehung muß schon innerhalb der Hydromedusen angenommen werden, denn bei den Leptomedusen sind die statischen Organe subumbrellare, rein ectodermale Bildungen (**92**, **93**) mit eigentümlichen Sinneszellen, während die Trachy- und Narcomedusen Klöppelorgane (**95**) besitzen, die aus Ecto- und Entoderm bestehen. Polyphyletisch muß auch die Beziehung dieser Organe zum Muskeltonus aufgetreten sein, die sich nach zwei verschiedenen Richtungen entwickelt hat. Bei den Medusen sind sie zu Bewegungszentren geworden, von denen der Impuls zur Kontraktion der Glocke ausgeht, so daß das Tier ohne sie bewegungslos wird; fast ebenso weit geht die Abhängigkeit des Flugvermögens der Dipteren von den Halteren. Bei höheren Krebsen, Mollusken und Wirbeltieren beeinflussen sie zusammen mit den Tastorganen und den Augen die normale Körperhaltung in der Ruhe und in der Bewegung, leiten also andauernd Erregungen zu den zugeordneten Muskeln. Weiter kann die Abhängigkeit von einem Sinnesorgan kaum getrieben werden.



V. Kapitel.

Gehörorgane der Wirbellosen.

A. Das angebliche Gehör der Wassertiere.

Eine Gehörempfindung entsteht in unserem Ohre dadurch, daß die Schwingungen eines elastischen Schallerregers longitudinale Luftwellen erzeugen, welche bis an unser Ohr gelangen. Die Schwingungen können außer durch Luft noch ungefähr viermal so schnell durch das Wasser und noch schneller durch feste Körper weitergeleitet werden. Sie können bei genügender Intensität auch als Erschütterungen durch die Haut gefühlt, und die Schwingungen des Schallerregers, z. B. einer Darmsaite, können eventuell mit dem Auge gesehen werden. Bei geringer Frequenzzahl (unter 20 Schwingungen in der Sekunde) wirken die Schallschwingungen auf das menschliche Gehörorgan überhaupt nicht mehr ein, sondern üben höchstens als Erschütterungen einen mechanischen Reiz auf die Haut aus. Wenn Tiere auf irgendeinen Schallreiz durch Bewegungen reagieren, so darf daraus nicht sofort geschlossen werden, daß sie ihn gehört haben, sondern es muß zunächst geprüft werden, ob sie nicht die mit dem Schall verbundenen Erschütterungen durch ihre Tastorgane oder den Schallerreger durch Augen wahrgenommen und darauf geantwortet haben. Ich stehe also nicht auf dem Standpunkt von HENSEN, welcher jeden durch Schallwellen ausgelösten Reflex als einen Beweis der Hörfähigkeit ansieht. So hat sich z. B. gezeigt, daß manche Röhrenwürmer, welche keine Statocysten besitzen (*Spirographis Spallanzanii*, *Hydroides pectinata*) und auch *Tubifex rivulorum*, ein in Schlammröhren lebender Oligochät unserer Gräben, sich in ihr Gehäuse zurückziehen, wenn eine tiefe Membranpfeife in einer Entfernung von einigen Zentimetern unter Wasser angeblasen wird, daß sie aber auf für uns schallose Einzelwellen (2—3 Wellen in der Sekunde) von viel größerer Intensität nicht reagieren. Wenn nun in ersterem Falle Wellen, welche wir hören, eine Wirkung ausübten, während solche Wellen, die für uns schallos sind, dies nicht taten, so darf man hieraus doch nicht schließen, daß die Würmer die ersteren gehört haben. Es ist viel wahrscheinlicher, wenn auch nicht streng beweisbar, daß nur ein mechanischer Reiz auf ihre Haut ausgeübt worden ist. Für ein Wassertier liegt im allgemeinen kein Bedürfnis nach einem Gehörorgan vor. Die durch den Wellenschlag hervorgerufenen Geräusche haften an der Oberfläche, denn alle Schallwellen der Luft dringen nur schwer in Wasser ein. Ein Gewehrschuß macht z. B. auf einen untergetauchten Menschen ungefähr den Eindruck, als ob eine Selterswasserflasche geöffnet wird. Die Tierwelt des Wassers ist, abgesehen von einigen gleich zu erwähnenden Ausnahmen, stumm, und die bei der Bewegung von Flossen und sonstigen Organen eventuell auftretenden Geräusche sind sicherlich im allgemeinen äußerst schwach. Es genügt, wenn die von den Wassertieren erzeugten Wasserbewegungen von den Hautsinnesorganen der in der Nähe befindlichen Geschöpfe als mechanische Reize wahrgenommen werden. Es liegt aber kein Bedürfnis nach einer Gehörempfindung für sie vor, weil die Schallwellen der Luft kaum eindringen und unter Wasser selten und nur in geringer Stärke entstehen. Aus diesem Grunde darf man an-



nehmen, daß die Schallwellen bei jenen Würmern nicht eine Gehörempfindung, sondern eine Hautempfindung ausgelöst haben, und daß die Wirkungslosigkeit der schallosen langsamen Wellen darauf beruhte, daß sie einen Hautreiz hervorriefen, an den das Tier gewöhnt war. Ebenso liegt die Sache bei Krebsen. HENSEN vertrat die Ansicht, daß *Palaemon antennarius* und *Mysis flexuosus* hören können, weil sie auf Töne mit einem Sprung antworteten, und weil er bei der letzteren Art gewisse Haare der Statocyste (**120**, 4) bei bestimmten Tönen in Schwingungen geraten sah. Diese Resonanz ist natürlich an sich noch kein Beweis des Hörens. Spätere Untersuchungen haben in der Tat gezeigt, daß auch in diesen Fällen die Tiere nur auf die durch die Töne erzeugten Erschütterungen reagiert haben, denn wenn das Aquarium vollkommen erschütterungsfrei aufgestellt wurde, erfolgte bei keiner Krebsart eine Reaktion. Unter den wirbellosen Wassertieren ist zurzeit für keine Art der Nachweis des Hörvermögens erbracht. Es sollten nach dieser Richtung besonders solche Krebse weiter geprüft werden, welche selbst Töne erzeugen können. Die Arten der Gattung *Alpheus, Pontonia* und *Typton* können mit ihren Scheren sehr laut knacken. Manche andere höhere Krebse erzeugen durch Reiben von Chitinfortsätzen Geräusche. Nach den vorliegenden Beobachtungen scheinen alle diese Laute unbeabsichtigte Begleiterscheinungen zu sein, welche keine biologische Bedeutung haben. Es wäre aber doch möglich, daß sie bei der einen oder der anderen Art sich zu Stimmäußerungen entwickelt haben, und dann müßte auch ein Gehörorgan vorhanden sein.

Bezüglich des **Hörvermögens der Fische** gehen die Meinungen immer noch weit auseinander. PIPER fand, daß sich vom Sacculus des Labyrinths eines frisch enthaupteten Hechtes und Aales schon durch schwache Schallreize Aktionsströme zu einem Galvanometer ableiten lassen, während schallose Erschütterungen unwirksam sind. Manche Forscher haben hierin einen Beweis des Hörens gesehen. Aber diese Ströme beweisen zunächst bloß, daß eine nervöse Erregung bzw. Empfindung ausgelöst wurde, aber sie sagen nichts darüber aus, ob sie taktiler oder akustischer Art war. Die Ströme entstanden auch bei leisem Beklopfen der Glaswände des Aquariums, also durch eine mechanische Reizung, während einfaches Umrühren des Wassers sie nicht hervorrief. Ferner geht aus einer Angabe von PARKER hervor, daß das Labyrinth eines marinen Knochenfisches, *Fundulus heteroclitus,* durch Schallwellen gereizt werden kann. Das Versuchstier befand sich, um Erschütterungen fern zu halten, innerhalb eines Glases in einem Aquarium, auf dessen eine Holzwand eine Stimmgabel aufgesetzt wurde. Wurde der 5. und 7. Gehirnnerv, ferner der R. lateralis vagi durchschnitten und das Rückenmark vom Schwanz bis zum Hals zerstört, um die Empfindlichkeit der Haut auszuschalten, so reagierte das Versuchstier stets auf den Ton einer Stimmgabel durch Bewegen der Brustflossen. Wurde aber der Acusticus durchschnitten, so blieb diese Reaktion stets aus. Es bleibt aber auch hier die Möglichkeit bestehen, daß der Reiz nicht als Schall, sondern als Erschütterung empfunden wurde, ebenso wie wir die Schwingungen einer Geige nicht bloß hören, sondern auch mit dem Finger fühlen können. Bedenkt man jedoch, daß dem Fische zahlreiche Sinnesorgane in der Haut für mechanische Reize zur Verfügung stehen, so ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß auch der Acusticus hierfür bestimmt ist. Es liegt näher, daß er eine Schallempfindung vermittelt, zumal ja eine kleine Lagena vor-

handen ist, und in der Oblongata auch einige Zellen an der Stelle vorkommen, wo bei höheren Wirbeltieren der Nervus cochlearis einmündet. So wird man vermuten dürfen, daß *Fundulus heteroclitus* schon eine gewisse Fähigkeit zu hören besitzt. Bei *Mustelus canis* kam PARKER zu demselben Ergebnis und konnte auch feststellen, daß beim Hören der große Otolith des Sacculus beteiligt ist, denn die Hörfähigkeit wurde nach Entfernung desselben stark herabgesetzt. Ein Hörvermögen ist oft den Knochenfischen zugeschrieben worden, jedoch nie auf Grund wirklich einwandfreier Beobachtungen. Auch die obigen Angaben von PIPER und PARKER genügen nicht völlig, zumal eine Reihe von Forschern nie Reaktionen auf im Wasser selbst erzeugte Schallwellen erzielen konnten, wenn eine mechanische Reizung der Haut ausgeschlossen wurde. Natürlich muß der Versuch so angestellt werden, daß auch das Auge des Fisches nicht den Reflex auslösen kann. Es gilt also gegenwärtig noch der Satz, daß eine Hörfähigkeit bei Fischen noch nicht sicher nachgewiesen ist, und daß sie daher höchst wahrscheinlich taub sind. Da eine Anzahl Fische Töne von sich geben, so sollten diese in erster Linie untersucht werden. Von *Salarias lineatus,* welcher sich in Ceylon viel außerhalb des Wassers auf den Felsen der Küste herumtreibt, habe ich die Ueberzeugung gewonnen, daß er taub ist, obwohl dem Tier bei seiner semiterrestrischen Lebensweise ein Gehör von Nutzen sein könnte. Zusammenfassend können wir sagen, daß bei wasserbewohnenden wirbellosen Tieren und bei den Fischen der Beweis der Hörfähigkeit noch nicht erbracht ist, da die auf Schallwellen eintretenden Reflexe sehr wahrscheinlich die Folge einer mechanischen Reizung der Hautorgane oder bei Krebsen der Statocysten sind. Eine völlig sichere Entscheidung ist zurzeit noch nicht möglich, da noch keine Beobachtungen vorliegen, ob Wassertiere sich durch Töne gegenseitig beeinflussen.

B. Das Hören der Insekten.

Die Entomologen sind sehr geteilter Meinung bezüglich der Frage, ob unter denjenigen Insekten, welche keine tympanalen Sinnesorgane besitzen, sich Familien befinden, welche hören können. Es liegen manche Beobachtungen vor, welche dafür sprechen, aber die Versuche sind mit Ausnahme der Biene noch nicht völlig einwandfrei, da die Tiere möglicherweise die durch die Schallwellen hervorgerufenen Erschütterungen oder Geruchsreize wahrgenommen haben. Nach NAGEL soll *Dytiscus* auf Pfeifentöne von mittlerer Höhe zuweilen mit fluchtartigen Bewegungen antworten. WASMANN sah, daß Ameisen die Fühler erhoben, wenn er mit einer Nadel an Siegellack kratzte. Es ist allgemein bekannt, daß die Bienen (*Apis mellifica*) einen brausenden „heulenden" Ton von sich geben, wenn ihnen die Königin genommen wird. Wird sie wieder oben in den Honigraum eines von hinten zu öffnenden Stocks geschoben, so verstummt der Heulton sofort, und auch die weitab vorn am Flugloch befindlichen Bienen beruhigen sich sogleich, obwohl der Geruch der Königin schwerlich so rasch dorthin dringen kann. Die Tiere müssen sich also durch einen Ton verständigen können. Ebenso werden andere Zustände des Stocks von charakteristischen Lautäußerungen begleitet; der scharfe Stechton gereizter Bienen klingt anders als der schnarrende Hungerton bei schlechter Ernährung. Hummeln (*Bombus pomorum*), in deren Nest ein ♀ einer



Schmarotzerhummel (*Psithyrus*) gebracht wird, geraten in große Aufregung und diese überträgt sich durch das Summen auf benachbarte Nester. Diese Beobachtungen an Hymenopteren können wohl die Vermutung einer Hörfähigkeit rechtfertigen, aber nicht als Beweise gelten, da die Möglichkeit von anderen Reizen nicht ausgeschlossen ist, zumal die erwähnten Töne eines Bienenvolks sehr ineinander übergehen (wenigstens für mein Gehör) und nicht als gut charakterisierte Geräusche gelten können. Sie beruhen nur darauf, daß eine wechselnde Zahl von Tieren die Flügel mit bald geringerer, bald stärkerer Frequenz in schwirrende Bewegung versetzt. Trotzdem gibt es eine jedem Imker und auch schon dem ARISTOTELES bekannte Erscheinung, die die Hörfähigkeit sicher beweist. Wenn eine oder mehrere zugedeckelte Weiselzellen nach Abzug des Vorschwarms vorhanden sind, gerät die Königin bekanntlich in große Aufregung, und man hört dann an stillen Abenden ein helles „tüt, tüt“ ca. alle halbe Minute. Die zugedeckelte junge Königin antwortet darauf mit einem dumpfen „quak, quak“, das 20 und mehrere Male wiederholt wird. Beide Strophen alternieren so regelmäßig, daß ihre Wechselbeziehung mir evident erschien. ARMBRUSTER verneint die letztere auf Grund sehr sorgfältiger Beobachtungen an Stöcken, die meist mehrere Quakerinnen enthielten. Aber solche sind wohl wenig geeignet, denn die Tüterin muß schließlich abstumpfen gegen die vielen Quaktöne. Es ist nicht wahrscheinlich, daß es sich hierbei um gleichgültige Nebengeräuche bei Einübung der Flugmuskeln handelt, denn beim Fliegen stehen die Flügel quer zur Körperachse, bei jenen Tönen längs derselben; also werden wohl die Muskeln in beiden Fällen verschieden gebraucht. Schon die Tatsache der Aufeinanderfolge von bestimmten Tönen macht es sehr wahrscheinlich, daß sie ein psychisches Ausdrucksmittel des sie erzeugenden Tieres sind und von diesem gehört werden; dann wird dasselbe wohl für die Volksgenossen gelten. Nach v. BUTTEL-REEPEN hören Bienen häufig plötzlich mit ihren Bewegungen auf, wenn ein feuchter Finger auf Glas gerieben wird. Wo die Gehörorgane sitzen, ist noch unbekannt, doch können wohl nur die tibialen Chordotonalorgane oder die JOHNSTONschen Organe nach ihrem Bau in Frage kommen. Die FORELschen Flaschen (**263**) dienen wohl sicher zum Riechen, denn die Kanäle dieser Hauteinstülpungen des Fühlers (**264**) sind zuweilen so gewunden, daß sie zur Schalleitung sehr ungeeignet sind. Die sog. Porenplatten (**25 D**) haben wir früher (S. 32) als Tastapparate kennen gelernt. Nach Niederschrift dieses Manuskripts gibt ARMBRUSTER soeben bekannt, daß es ihm gelungen ist, Arbeitsbienen durch Töne zu dressieren, bestimmte Futterkästchen aufzusuchen, was ebenfalls die Existenz einer Hörfähigkeit beweist. Freilich sind die Assoziationen von Futter und Ton nur schwach ausgeprägt und gelingen nicht so leicht wie die auf Farben oder Gerüche.

Bei den Insekten mit tympanalen Organen kann die Hörfähigkeit als erwiesen gelten. Die Schmetterlingssammler machen häufig die Erfahrung, daß die Ordensbänder (*Catocala*) und andere Eulen sehr leicht durch Töne oder quietschende Geräusche (Reiben eines Korks auf Glas) aufgeschreckt werden können. Das ♂ der Lithosiide *Endrosa aurita* erzeugt knackende Geräusche, auf die das ♀ mit Zittern des Leibes antwortet. Lautäußerungen sind auch von anderen Schmetterlingen bekannt, und seit der Entdeckung ihrer Tympanalorgane ist die Annahme berechtigt, daß sie wenigstens in vielen Fällen gehört und



zu diesem Zwecke ausgestoßen werden. Ebenso sollen einige Tagfalterraupen hören können (wozu ?), einer Angabe, der ich sehr skeptisch gegenüberstehe, denn das Hören tritt zuerst im Dienste sexueller Triebe auf. Bei *Corixa* und den Tagfaltern ist der experimentelle Nachweis freilich noch nicht zur Genüge erbracht, bei den Heuschrecken und Grillen aber ist es von vornherein wahrscheinlich, daß die von den ♂ erzeugten Töne auch gehört werden. Regen stellte fest, daß wenn mehrere ♂ der Laubheuschrecke *Thamnotrizon apterus* nahe beieinander gehalten werden, sie alternierend 15—70mal zirpen, indem zuerst das erste Tier einen Laut von sich gibt, dann das zweite, dann wieder das erste usf. Wurden die tibialen Sinnesorgane entfernt, so hörten diese abwechselnden Stimmäußerungen auf oder traten doch nur so selten und so kurz auf, daß sie auf Zufall beruhen konnten. Besonders geeignet zum Nachweis der Hörfähigkeit sind weibliche Feldgrillen, vorausgesetzt, daß sie stark brünstig sind. Setzt man in ein verhülltes Glas ein zirpendes ♂ und in geringer Entfernung in ein unverhülltes Glas ein stilles ♂ und bringt man dann in 1 Meter Abstand ein brünstiges ♀ hinzu, so geht es auf das zirpende ♂ zu und umkreist es wiederholt, während das andere ♂ unbeachtet bleibt. Benutzt man außer dem zirpenden ♂ ein zweites mit durchschnittener Schrillkante, welches nur noch ein ganz schwaches Geräusch erzeugen kann, und setzt man nun das ♀ so aus, daß es zuerst dem zweiten begegnen muß, so wird dieses kurze Zeit beachtet. dann aber wendet sich das ♀ sofort dem ♂ mit starker Stimme zu. Dieser Versuch beweist. daß nicht etwa ein gleichzeitig mit dem Zirpen produzierter Geruch die Richtung des ♀ bestimmt. Wird das Tympanalorgan entfernt, so verliert das ♀ sofort die Fähigkeit, das singende ♂ aufzusuchen. Dieses Organ muß also zum Hören dienen. Durch telephonische Uebertragung der Zirptöne ließ sich ebenfalls feststellen, daß die Augen und das Riechvermögen der ♀ keine Rolle beim Aufsuchen der ♂ spielen.

C. Chordotonal- und Hörorgane der Insekten und Spinnen.

Unter den wirbellosen Landtieren sind es allein die Insekten, und zwar besonders die Orthopteren, bei denen einzelne Familien ein mit einem Trommelfell versehenes Gehörorgan besitzen. Ganz ähnliche Organe kommen auch bei Schmetterlingen, Cicaden und Wasserwanzen vor und dienen wahrscheinlich demselben Zwecke Ihre Sinneszellen sind ausgezeichnet durch stiftförmige Endapparate, und diese finden sich auch in den sog. Chordotonalorganen, welche innerhalb der Insekten außerordentlich weit verbreitet sind und vermutlich zur Wahrnehmung von Erschütterungen dienen. Aus ihnen haben sich die tympanalen Gehörorgane der Cicaden, Acridier, Locustiden und Grillen im Laufe der Phylogenie entwickelt. Endlich sollen auch die in den Fühlern vieler Insekten gelegenen sog. Johnstonschen Organe der Schallwahrnehmung dienen. Bei Spinnen sind eigentümliche, sehr beweglich eingelenkte Sinneshaare als Gehörorgane gedeutet worden.

I. Die Chordotonalorgane der Insekten.

Die wesentlichen Elemente dieser Organe sind primäre Sinneszellen, welche distalwärts in einem langen Fortsatz (Endschlauch) auslaufen, der eine Neurofibrille (Achsenfaden) umschließt: diese endet



mit einem eigentümlichen stiftförmigen Körper. GRABER nannte denselben „Hörstift“ oder „scolopales Körperchen“ (σκόλοψ Pfahl) und bezeichnete den ganzen Endschlauch mit dem Stift als Scolopophor. Zu einer solchen Sinneszelle gehören aber fast regelmäßig eine Hüllzelle und eine oder mehrere Anheftungszellen (**133**, **134**, **138** C). Es erscheint daher zweckmäßiger, die Sinneszelle mit den zugehörigen Hüll- und Anheftungszellen zusammen als Scolopophor zusammenzufassen und ihre Sinneszelle als Scolopalzelle zu bezeichnen. Mittels der Anheftungszellen berührt das Organ irgendeine Stelle der Epidermis, und da es sich bei der Biene aus einer Wucherung der Haut entwickelt, handelt es sich um eine rein ectodermale Bildung (**135**). Die an den Stift sich anschließende Anheftungszelle wird nicht selten Kappenzelle genannt, weil sie ihm wie eine Kappe aufsitzt. Die Bezeichnung chordotonal wurde von GRABER gewählt, weil die Organe vielfach wie eine Saite (chorda) ausgespannt sind, indem sie nicht nur mittels der faserförmigen Kappenzellen an der Haut endigen (**132** bei *b*), sondern auch durch ein bindegewebiges „Ligament“ (*li*) an einer zweiten Stelle der Haut (bei *a*) befestigt sind. Ein solches Aufhängeband kann aber auch fehlen, so daß wir Chordotonalorgane mit und ohne Ligament zu unterscheiden haben. Die ersteren sind häufiger als die letzteren, und das Ligament verläuft dann meist in der Richtung des Endschlauchs, während die Sinneszellen im Winkel in den Nerven umbiegen (**131** A, B). Das Ligament ist zuweilen sehr kurz und setzt sich dann zusammen aus einigen faserig differenzierten Epidermiszellen (*Chironomus*-Larven, in der Tibia der Pediculiden, in den Halteren der Zweiflügler, an der Wurzel der Schmetterlingsflügel); in **131** *cl* und **132** *li* sehen wir Ligamente von mittlerer Länge. Bei den Larven der Mückengattung *Tanypus* ist es hingegen der längste Teil des ganzen Apparats. An dem gegenüberliegenden Pole ragt der Stift entweder in seine Kappenzelle hinein (**134**) oder er durchbohrt sie (**133**), d. h. er wird von ihr umhüllt, wobei seine Spitze sich in ein Faserbündel fortsetzt und sich mit diesem an der Epidermis bzw. Cuticula befestigt. Im ersteren Falle nennt man das Element mononematisch (**134**) — auf deutsch einfädig, weil nur der Endschlauch vorhanden ist —, im letzteren amphine-

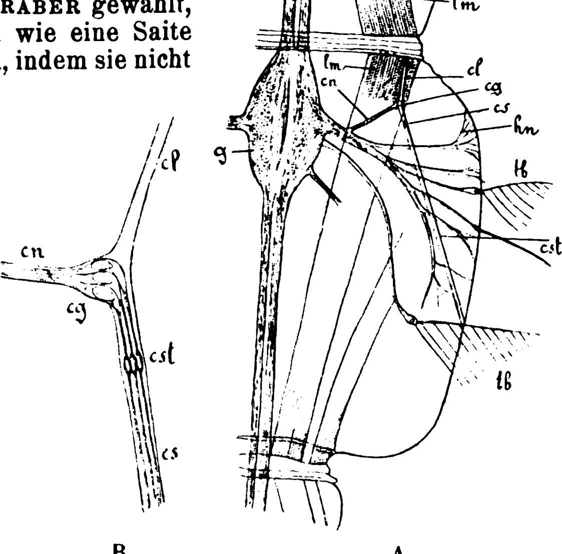


Fig. 131. Chordotonalorgan der Larve von *Corethra plumicornis* nach GRABER. A achtes Rumpfsegment, B das Organ stärker vergrößert. *cg* Ganglion, *cl* Ligament, *cs* Stifte, *cst* Strang des Organs, *g* Ganglion des Bauchmarks, *hn* Hautnerv, *lm* Längsmuskeln, *tb* Tastborsten.

matisch (doppelfädig, **133**). Mononematisch sind die Organe in den Beinen der Hymenopteren, an der Basis der Hinterflügel und in dem zweiten Antennenglied von *Dytiscus*, an der Crista der Locustiden, an den Tympanalorganen der Heuschrecken usf.; den amphinematischen

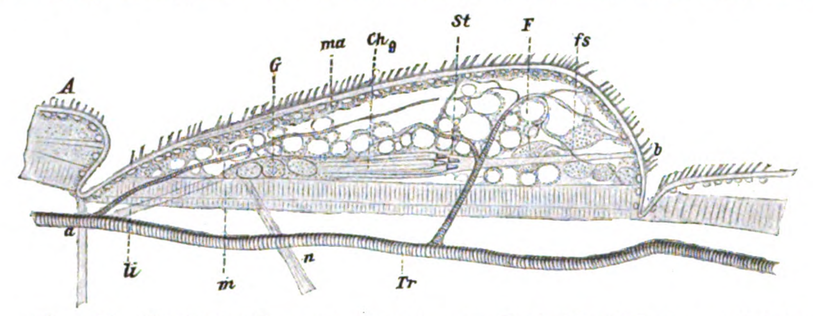


Fig. 132. Vorletztes Segment einer jungen Dytisciden(?)-Larve nach GRABER mit einem tetraskolopischen Chordotonalorgan (*Chg*), welches sich zwischen *a* und *b* ausspannt; *fs* Endfaser, *F* Fettzellen, *G* Ganglion, *li* Ligament, *m* Muskel, *ma* Epidermis, *n* Nerv, *St* Stifte, *Tr* Trachee.

Zustand treffen wir an in den Larven von *Corethra* (**131** B) und *Syrphus*, in den Beinen von *Pediculus* und *Bacillus*, in den Vorderflügeln der Schmetterlinge, in den Halteren usf.

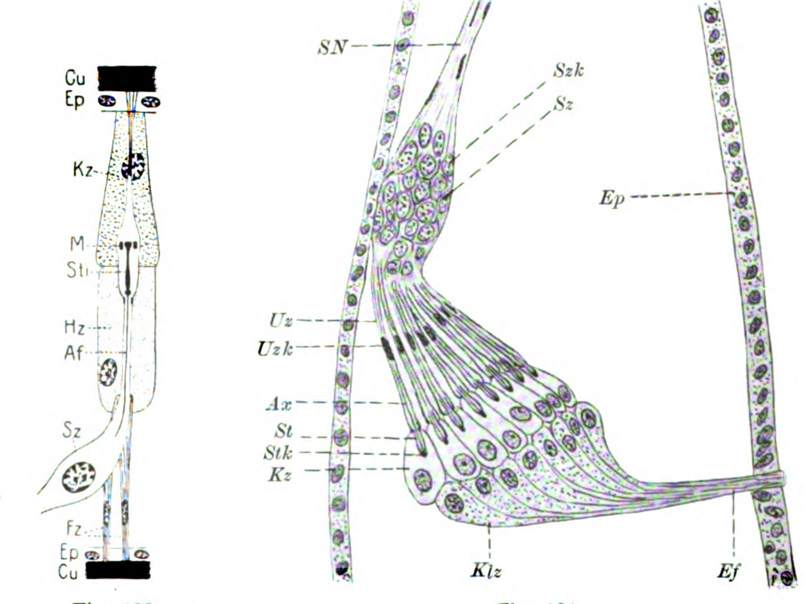


Fig. 133. Schema eines amphinematischen Scolopophors aus der Haltere einer Fliege nach PFLUGSTAEDT. *Af* Achsenfaden, *Cu* Cuticula, *Ep* Epidermis, *Fz* Faserzelle, *Hz* Hüllzelle, *Kz* Kappenzelle, *M* Hülle des Stiftchens, *Sz* Sinneszelle, *Sti* Stiftchen.

Fig. 134. Subgenualorgan aus der Tibia von *Formica sanguinea* ♀ nach SCHÖN mit mononematischen Scolopophoren. *Ax* Achsenfaden, *Ef* Endfaser, *Ep* Epidermis, *Kz* Kappenzelle, *Klz* Kolbenzelle, *St* Stiftmembran, *Stk* Stiftkörperchen, *Sz* Sinneszelle, *Szk* deren Kern, *SN* Sinnesnerv, *Uz* Umhüllungszelle, *Uzk* deren Kern.



Fig. **133** mag den Bau eines Scolopophors der letzteren Art erläutern. Die Sinneszelle (*Sz*) hängt an der Basis durch einen Neuriten mit einem Nerven zusammen und geht distalwärts in den winklig umgebogenen Endschlauch über, dessen Anfang von den bindegewebigen Faserzellen (*Fz*) des Ligaments umgriffen wird. Die Sinneszelle ist als ein unipolares, aus dem Ectoderm nach innen gewandertes Neuron anzusehen, das bei den amphinematischen Organen noch mit der Epidermis zusammenhängt. Diesen Befund halte ich für primär und den mononematischen für den höheren, da die Verbindung mit der Ursprungsstätte nur durch die Kappenzellen stattfindet. Daher sind auch die komplizierten Subgenualorgane der Locustiden (**146** *SO*) mononematisch. Der Schlauch umhüllt eine Achsenfaser (Neurofibrille), welche in der Sinneszelle geflechtartig wurzelt und distal mit einem stark lichtbrechenden Kopf (**137** C), einer Spitze (**138** C), einem Stäbchen (**133**) oder einer nagelartigen Platte (**134**) abschließt. Diese Verdickung scheint das eigentliche perzipierende Element zu sein (vgl. Einleitung, S. 73). An dasselbe schließt sich eine Erweiterung der Schlauchmembran an, welche dünn (**133**) oder auch verdickt und stark lichtbrechend sein kann (**138** C). Die Erweiterung mit der Endverdickung wird als Stift oder Stiftkörper zusammengefaßt. Er kann 10—30 μ lang werden bei einer Gesamtlänge des Scolopophors von 200—500 μ. An seiner Innenwand sitzen zuweilen (**137** C) ca. 10 rippenartige Längsverdickungen, welche auch ringartig verschmelzen (**133** *M*) können. Die Stiftmembran setzt sich bei den amphinematischen Organen in einen Strang bis zur Cuticula fort, der beste Beweis, daß die Sinneszelle eine stark verlängerte Epidermiszelle darstellt. Der Endschlauch wird von 2 Zellen, einer hellen Hüllzelle (*Hz*) und einer dunkelkörnigen, zuweilen faserigen Kappenzelle (*Kz*) vollständig umgeben, so daß er diese zu durchbohren scheint. Dieser Eigentümlichkeit sind wir schon bei anderen Sinneszellen der Insekten (**21**, **22**) und bei Tastorganen der Nematoden (**11** *stx*) in ähnlicher Weise begegnet (S. 27). Bei den Ameisen (**134**) schließen jene 2 Kappenzellen aneinander, und bei den Subgenualorganen der Bienen vermittelt ein Haufen von größeren und kleineren Zellen die Befestigung an der Haut (**135**). Die Kappen- und Hüllzellen sind ebenfalls umgewandelte Epidermisderivate.

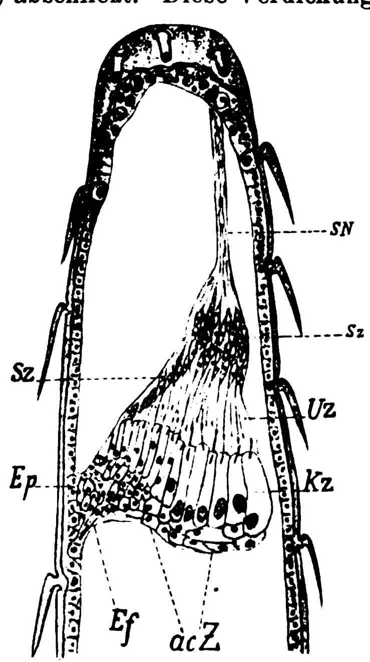


Fig. 135. Subgenualorgan aus der Tibia von *Apis mellifica* (20. Entwicklungstag) nach SCHÖN. Bezeichnungen wie Fig. 134. *acZ* accessorische Zellen.

Die Chordotonalorgane kommen sowohl im Körper wie in den Mundteilen, Flügelwurzeln, Beinen und Fühlern vor. Sie spannen sich nie über 2 Segmente aus. Zuweilen erstrecken sie sich durch die ganze Länge eines Segments (**132**), bald nur durch einen Teil desselben (**131**).

Sie treten fast immer symmetrisch rechts und links auf, wobei aber mehrere Paare in einem Segmente vorhanden sein und nach den verschiedensten Richtungen verlaufen können. Sie haben meist eine oberflächliche Lage dicht unter der Haut und bevorzugen solche Regionen, wo sie nicht durch Muskeln oder andere Organe gestört werden. Bei verschiedenen Dipterenlarven treffen wir „monoskolopische" Organe an, welche nur aus einem Skolopophor bestehen, viel häufiger aber vereinigen sich mehrere zu einem Bündel (**131** B mit 3, **132** mit 4). In den „Subgenualorganen" (in der Tibia dicht unter dem Knie bei vielen Orthopteren, Fig. **146**, **148** *SO*, und Hymenopteren) pflegen 20, 30 oder noch mehr Scolopophoren flächen- oder fächerförmig angeordnet zu sein (**134**, **135**), während sie im Hinterflügel von *Dytiscus* und an der sog. Crista der Acridier (**146**) in einer Längsreihe hintereinander stehen. Schon aus diesen Angaben geht hervor, daß die Chordotonalorgane eigentlich überall im Insektenkörper auftreten können. Bei den Laubheuschrecken hat sich vom Subgenualorgan noch ein „Zwischenorgan" abgegliedert (**146** *Zwo*). Besonders häufig scheinen sie an der Basis der Flügel zu sein. So finden wir ein größeres und kleineres Organ in der basalen Anschwellung der Halteren der Zweiflügler, welche den Hinterflügeln entsprechen; bei *Dytiscus* sitzt ein solches an der Wurzel der Subcostalrippe der Hinterflügel, während bei Schmetterlingen mehrere an der Basis beider Flügel vorkommen. Die Neuroptere *Chrysopa* hat sogar 7 am Vorder- und 6 am Hinterflügel. Nur den Flügeln der Orthopteren und Rhynchoten scheinen sie zu fehlen.

Ueber die Funktion der Chordotonalorgane ist nichts Sicheres bekannt. Wegen ihrer Lage unter der Haut können sie nicht zum Riechen, Tasten oder Schmecken dienen. Ich möchte sie auch nicht als Organe eines Muskelgefühls (RADL) deuten, da sie nach GRABER mit Vorliebe in einiger Entfernung von Muskeln liegen. Es geht auch nicht an, sie allgemein als Gehörapparate anzusehen, denn sie zeigen nicht eine konstante Spannung, und außerdem ist es von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß die im Wasser oder im Innern von Früchten (*Tortrix*) oder im Innern der Mutter (*Pupipara*) lebenden Larven Schallwellen wahrnehmen. Da aber fast alle Insekten in auffallender Weise auf Erschütterungen des Bodens oder des Wassers reagieren, so vermute ich, daß die Chordotonalorgane zur Wahrnehmung derselben dienen, mögen diese Erschütterungen nun außerhalb des Körpers oder in diesem selbst durch Bewegung der Flügel, Beine oder sonstigen Extremitäten entstanden sein. Es sind also seismische Apparate. Bei den Bewegungen der Segmente, Bein- und Fühlerglieder werden sie verschieden gespannt. Im zweiten Fühlerglied von *Dytiscus* finden sich z. B. 4 solche Organe unter der Haut, und zwar je eins unter der Beuge-, Streck-, Dorsal- und Ventralseite, was dafür spricht, daß sie über die Richtung der Fühlerbewegungen orientieren. Ihr häufiges Vorkommen an der Wurzel der Flügel weist ebenfalls darauf hin, daß sie zur Regulation der Bewegungen derselben dienen. Auf einer höheren phyletischen Stufe treten trommelfellartige Membranen hinzu und aus den Erschütterungsorganen entwickeln sich dann Gehörapparate. Es ist zweifelhaft, ob es Chordotonalorgane ohne Stifte gibt (Bein von *Forficula*?); daher können vorläufig auch noch nicht die sog. **Postantennalorgane** der Collembolen hierher gerechnet werden. Sie bestehen aus Gruppen von Sinneszellen, welche keine Stifte besitzen, im Kopf hinter den Fühlern und vor den Augen liegen und

vom Protocerebron versorgt werden. Die darüber befindliche Epidermis ist stark pigmentiert und springt mit einem oder mit mehreren Höckern nach außen vor.

II. Die tympanalen Gehörorgane der Insekten.

Diese Organe sind bekannt von einigen Insekten, welche selbst Töne erzeugen, nämlich von gewissen Schmetterlingen, von Wasserwanzen (Corixiden) und Cicaden unter den Rhynchoten, und von Acridieren, Locustiden und Grillen unter den Orthopteren; ferner auch von vielen Schmetterlingen, an denen noch keine Tonerzeugung beobachtet worden ist. Die Schallwellen versetzen eine dünne Chitinmembran (Tympanum) in Schwingungen, welche auf zahlreiche Scolopophoren übertragen werden. Hinzu kommen blasenartige Erweiterungen der Tracheen (Tympanalblasen), welche dem Trommelfell eng anliegen und zur Verstärkung der Schwingungen desselben dienen. Eine solche Beziehung zu den Tracheen findet sich bei manchen Chordotonalorganen der Schmetterlinge, bei denen wir schon mit einer gewissen Berechtigung von Tympanalorganen sprechen können. In den genannten 5 Gruppen sind die Organe im einzelnen so verschieden, daß sie offenbar unabhängig voneinander aus der gemeinsamen Grundlage der Chordotonalorgane entstanden sind.

Sehr auffallend und ursächlich noch nicht genügend geklärt ist die Erscheinung, daß die Tympanalorgane der Weibchen bei Verkümmerung der Flügel sich rückbilden oder völlig verschwinden; so z. B. fehlen die thoracalen Organe bei den ungeflügelten *Orgyia antiqua*-♀, während manche stummelflügelige *Ocnogyna*-♀ sehr kleine Organe haben. Das abdominale Organ fehlt bei dem stummelflügeligen *Cheimatobia brumata*-♀, während es bei dem geflügelten ♂ normal ausgebildet ist. Bei den Weibchen der Gattung *Biston* bildet es sich ungefähr in demselben Maße zurück wie die Flügel. Ebenso fehlen die Tympanalorgane den flügellosen Orthopteren, sind aber vorhanden, wenn die Flügel zum Zirpen dienen, selbst wenn hierzu reduzierte Flügel benutzt werden. Diese Korrelation erklärt sich wohl im allgemeinen so, daß die Tympanalorgane sich aus Chordotonalorganen entwickelt haben, die durch den Flügelschlag erschüttert wurden und hierdurch den Flug kontrollierten. Später erweiterten sie ihre Funktion und wurden Gehörorgane, ohne aber ihre ursprüngliche Bedeutung zu verlieren. Diese scheint sogar wichtiger zu sein als das Hören, daher die enge Wechselbeziehung zwischen Flügeln und Tympanalorganen. Unter den Acridiern gibt es stumme und also voraussichtlich auch nicht hörende Gattungen (*Caloptenus* u. a.), die trotzdem letztere Organe besitzen, weil sie geflügelt sind.

1. Schmetterlinge. Es sind gegenwärtig ca. 20 Arten bekannt, welche Töne von sich geben, und dementsprechend scheinen tympanale Gehörorgane weit verbreitet zu sein, und zwar nur in solchen Familien, welche Tracheenblasen besitzen, die dann zu Tympanalblasen werden konnten. Sie treten in drei verschiedenen Formen auf, bei Tagfaltern an der Wurzel der Vorderflügel, bei allen übrigen am Metathorax oder am Anfange des Abdomens. Die ersteren erreichen ihre höchste Ausbildung bei gewissen Satyriden, bei denen die 4. Ader auf der Unterseite und an der Wurzel der Vorderflügel blasenartig angeschwollen ist und hier innerhalb eines derben Chitinringes ein Trommel-

fell von nur 1 μ Dicke bildet, an dem 3 Chordotonalorgane (**136**, *Ch.O A—C*) mit ihrem distalen Pole enden, während sie mit dem proximalen Ligament an der Oberseite des Flügels befestigt sind. Diese Organe schmiegen sich außerdem streckenweise an Tracheenblasen an und werden teilweise von ihnen umhüllt. In jedem Organ liegen 12—40 Stifte. Haarförmige Schuppen legen sich von außen über das Tympanum. In ähnlicher Ausbildung findet sich das Organ auch bei anderen Tagschmetterlingen.

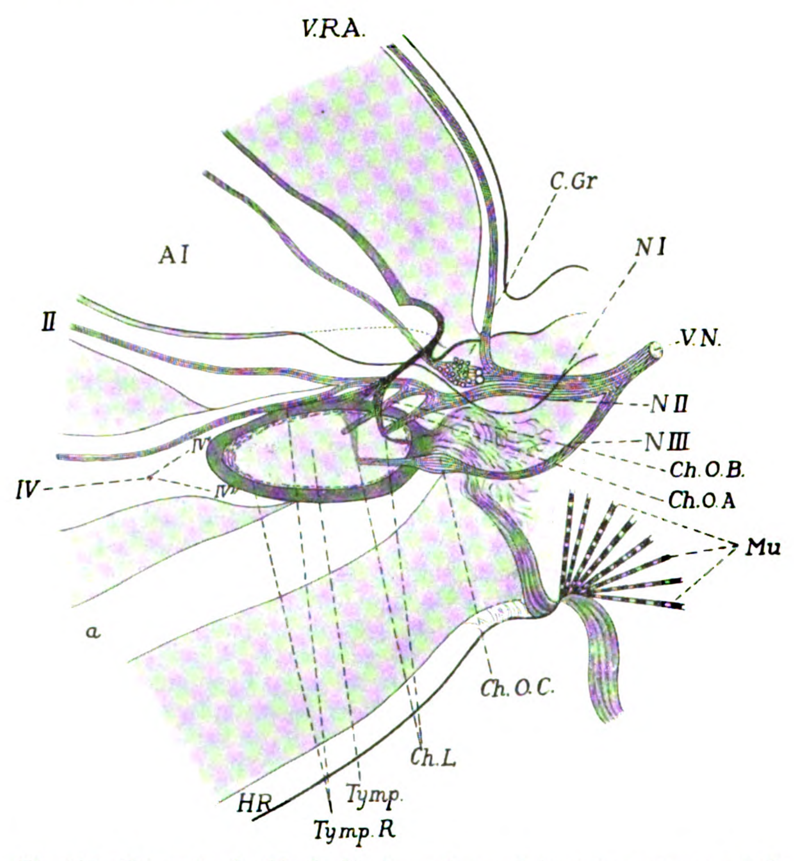
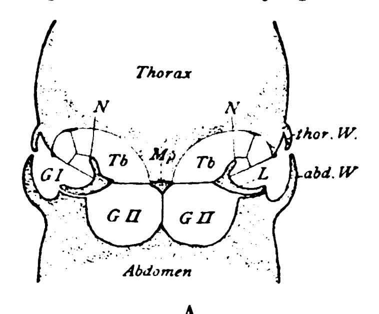


Fig. **136.** Unterseite der Vorderflügelwurzel von *Epinephele jurtina* nach VOGEL. *AI*, *II* etc. Adern, *C.Gr* Costalgruppe von Sinneskuppeln, *HR* Hinterrand, *V.N.* Nerv des Vorderflügels, *V.RA.* Vorderrandader, *Tymp.* Trommelfell, *Tymp.R* Trommelfellring, *Ch.O.A.—C.* Chordotonalorgane, *Ch.L* Ansatzleiste derselben, *Mu* Muskeln.

Das **thoracale Organ** wird bei vielen Heterocera (Lymantriiden, Noctuiden, Arctiiden, Lithosiiden u. a.) beobachtet, fehlt aber den Sphingiden, Saturniiden, Bombyciden, Zygäniden, Rhopaloceren und vielen anderen Gruppen. Es ist paarig, liegt auf der Grenze zwischen Metathorax und Abdomen (**137**) und geht jederseits hervor aus einer tiefen Einstülpung der Intersegmentalhaut. Beide Einstülpungen stoßen in der Mediane zusammen, und jede zerfällt durch 2 gegenüberliegende Chitinlamellen (*L*) in eine äußere „Tympanalgrube“ (*G I*) und eine

innere „Gegentympanalgrube“ (*G II*), die durch einen schmalen Kanal kommunizieren. Der Vorderwand beider Gruben schmiegt sich eine große Tracheen-(Tympanal)blase an, welche durch einen Fortsatz der vorderen Chitinlamelle, den sog. Bügel (**137**), in zwei Abschnitte zerfällt. Da das Chitin, mit Ausnahme dieser Lamelle, sehr dünn ist, entsteht am äußeren Abschnitt das eigentliche Trommelfell, an dessen Epithel sich ein Chordotonalorgan mit 2 Sinneszellen und Stiften ansetzt, und am inneren Abschnitt das mehr dorsal gelegene, nur zur Resonanz dienende Gegentrommelfell. Der Nerv und der sensible Apparat werden von Tracheenepithel umhüllt und durch einen Strang desselben (das „Ligament“) in ihrer Lage gehalten; sie sind also in die Tracheenblase eingesenkt. In der Tympanalgrube liegt bei vielen Arten auch das erste abdominale Stigma. Der Eingang zu dieser Grube wird durch eine thoracale und eine abdominale Chitinfalte, die, von außen gesehen, als Querwülste (*thor. W*, *abd. W*) erscheinen, eingeengt und vor Verschmutzung bewahrt. Bei *Endrosa aurita* hat das ♂ ein größeres Trommelfell als das ♀ und außerdem noch eine metathoracale Schallblase, die aber zum Tympanalorgan nicht in Be-



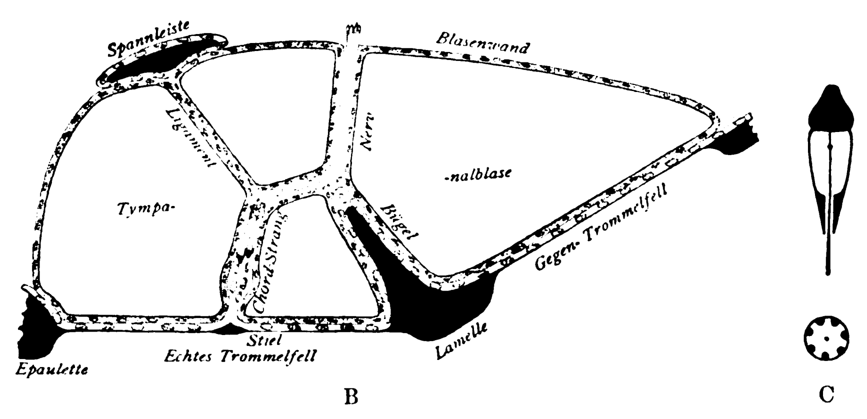


Fig. **137.** A Schematischer Horizontalschnitt durch beide thoracale Tympanalorgane eines Schmetterlings (*Catocala*), B durch das linke Organ, nach Eggers. Nicht ganz auf gleicher Höhe befindliche Teile sind in einer Ebene gezeichnet. *abd. W* Abdominalwulst (Tympanaldeckel), *G I* Tympanalgrube, *G II* Gegentympanalgrube, *L* Chitinlamelle, *Mp* Metaphragma, eine Chitinleiste der Hinterbrust, an der Thorax und Abdomen zusammenstoßen, *N* Tympanalnerv, *Tb* Tracheenblase, *thor. W* Thoracalwulst (Ligamentfalte). Das Chitin ist schwarz gehalten. C ein Stiftchen der Sinneszelle von der Seite und im Querschnitt.

ziehung steht. Wie aus **137** ersichtlich ist, bilden der Nerv und der Scolopophor je einen Knick, an den sich das Bügelepithel bzw. das Ligament anheften. Einfacher verhält sich die Arctiide *Spilosoma*, indem der Bügel noch fehlt und das Gegentrommelfell sehr klein ist. Der Nerv heftet sich an die Lamelle. Mit Ausnahme von *Lithosia* ist

der distale Stift des Scolopophors immer kleiner und einfacher als der proximale, was zwei verschiedene Hörempfindungen, vielleicht ein hohes und ein tiefes Tongebiet, vermuten läßt. Ein amphinematisches Faserbündel fehlt. Hüllzellen um die Endschläuche der 2 Sinneszellen, Kappenzellen um die Stiftchen und ein Strang fibrillär differenzierter Epithelzellen sind vorhanden. Der Bau ist also ähnlich wie **134**. Die

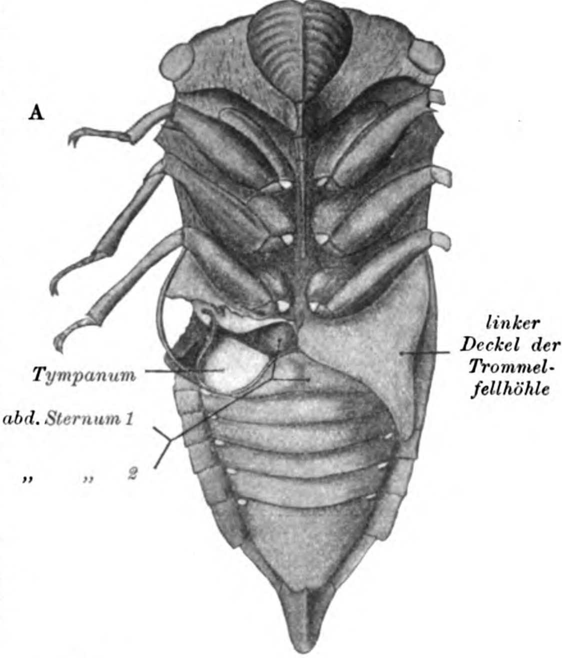


Fig. 138 A. Die Cicade *Fidicina vinifera* WALK. ♂, $^2/_1$, von der Bauchseite, nach VOGEL. Der rechte Deckel der Tympanalhöhle ist entfernt, um das Trommelfell zu zeigen.

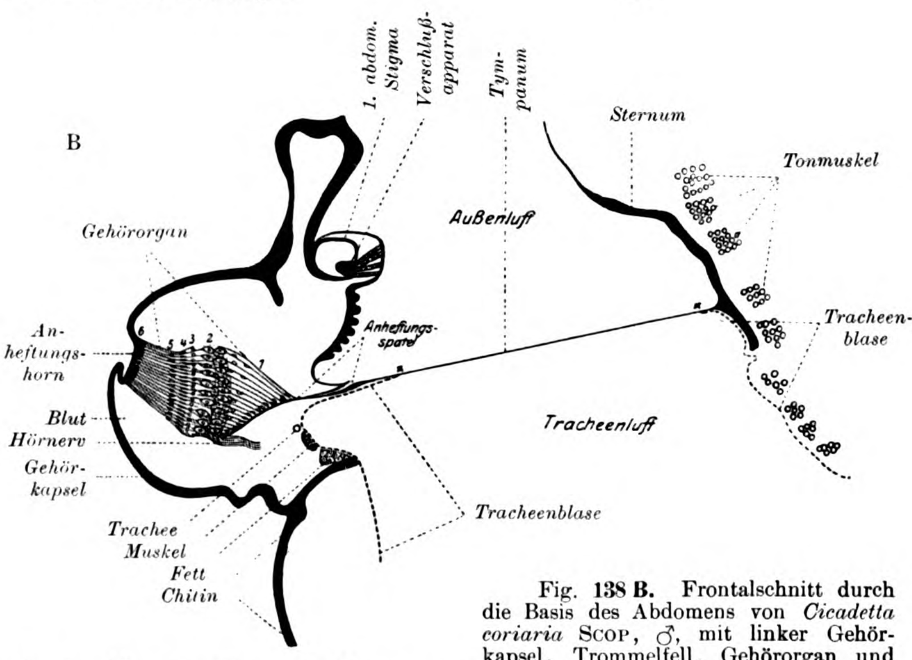




Fig. 138 B. Frontalschnitt durch die Basis des Abdomens von *Cicadetta coriaria* SCOP, ♂, mit linker Gehörkapsel, Trommelfell, Gehörorgan und Tracheenblase, ca. $^{100}/_1$, nach VOGEL. *1—6* Zonen des Gehörorgans: *1* basale Anheftungszellen, *2* Sinneszellen, *3* Kerne der Umhüllungszellen, *4* Stiftkörper, *5*, *6* Kerne der distalen Anheftungszellen, *Mu* Muskel, *Tr* Trachee. Bei *x* beginnt die Verwachsung der äußeren Haut mit der Tracheenblase zum Tympanum. Das Chitin ist tief schwarz gehalten. Die darunter gelegene Hypodermis ist, abgesehen vom Sinnesorgan, nicht eingezeichnet.



Deutung als Gehörorgan wird durch das doppelte Tympanum, die Umhüllung mit einer Tympanalblase und durch das Hörvermögen gerechtfertigt. Beim *Orgyia*-♂ ist der Tympanaldeckel (*abd. W*, **137**) löffelförmig und so groß, daß er vermutlich wie eine Ohrmuschel als Schallfänger dient.

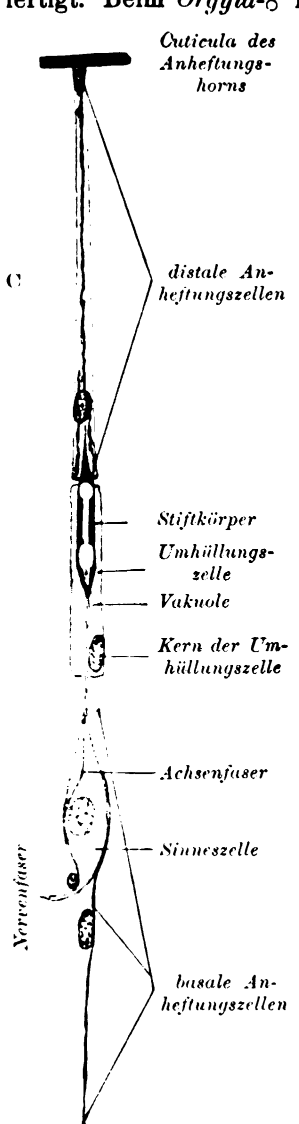


Fig. **138 C**. Skolopophor (Einzelorgan) aus dem Gehörorgan von *Cicadetta coriaria* nach VOGEL, $^{960}/_{1}$.

Abdominale Organe sind bei Zünslern, Spannern, Brephiden, Uraniiden, Cymatophoriden nachgewiesen worden; wenngleich die histologischen Einzelheiten noch nicht in Abbildungen vorliegen, so scheinen sie doch den Thoracalorganen ähnlich gebaut zu sein, obwohl Hüll- und Kappenzellen nicht erwähnt werden. Die Zünsler besitzen auf der Bauchseite des ersten Abdominalsegments 2 freie dünne Trommelfelle, welche aus der Haut und einer damit verwachsenen Tracheenblase bestehen, also aus 2 Chitinlagen sich zusammensetzen, zwischen denen nur Reste der Epithelien erhalten bleiben. Ein zarter Strang von 3–5 Sinneszellen mit Stiften heftet sich an die Mitte des Tympanums und wird umhüllt von der Tracheenblase. Die Sinneszellen scheinen modifizierte Epidermiszellen zu sein und werden vom Bauchmark versorgt. Die freie Lage der Tympana erscheint als etwas Primäres, während bei Spannern, Eulen und Spinnern das Organ an derselben Stelle oder auch am 2. Abdominalsegment, aber jederseits versteckt in einer Einstülpung der Bauchhaut liegt.

2. Cicaden. Die neueren Untersuchungen von VOGEL haben gezeigt, daß auch die Cicaden ein sehr hoch entwickeltes Gehörorgan haben, wie zu erwarten war, da ja die ♂ in der Dämmerung und nachts sehr laute Töne von sich geben, wobei sie nicht selten aufeinander antworten. Der Stimmapparat besteht jederseits aus einer elastischen Chitinplatte am dorsolateralen Rande des 1. Abdominalsegments, welche durch Muskelzug zusammengebogen wird und dann wieder aufspringt. Ventral von ihm bildet das Sternum desselben Segments jederseits 2 bügelförmige Leisten, zwischen denen sich ein irisierendes Trommelfell ausspannt, welches früher als Resonator angesehen wurde. Jedes wird durch einen Muskel in Spannung gehalten. Die Tympana der ♂ werden meist verdeckt durch 2 vom Hinterrande des Thorax entspringende Deckel (138 A), die bei verschiedenen Arten verschieden groß und geformt sind. Sie können so groß sein, daß sie wie Ohrmuscheln den Schall auffangen. Die Trommelfelle sind sehr dünn (bis 0,5 μ), bestehen aber trotzdem nicht nur aus der Haut, sondern mit dieser ist eine sehr große unpaare Tracheen-

blase verwachsen, welche ursprünglich paarig war und jederseits durch das erste Abdominalstigma ausmündet (**138** B). An jedes Tympanum schließt sich nach außen und hinten eine halbkugelige Gehörkapsel an, die vom Pleuron des 2. Abdominalsegments gebildet wird und wie die Leibeshöhle von Blut erfüllt ist. Das Trommelfell setzt sich mit einer spatelförmigen Verlängerung in die Höhle der Kapsel fort, und zwischen dieser Hauteinstülpung und der Kapselwand spannt sich das Gehörorgan aus. Es enthält bis ca. 1500 Scolopophoren, ist also sehr hoch entwickelt, da das Gehörorgan der Grillen und Locustiden nur ungefähr 100 aufweist. In jedem (**138** C) lassen sich außer der Sinneszelle 2 proximale und 2 distale Anheftungszellen und eine Umhüllungszelle unterscheiden, alle mit fibrillärem Plasma. Die proximalen Zellen sollen epithelialer, nicht bindegewebiger Natur sein. Die „Vakuole" ist als eine intercellulare, wohl künstliche Erweiterung zwischen Sinnes- und Hüllzelle anzusehen, die sich in der dicken Wand des Stiftes fest vereinigen. Dieser läuft in eine Spitze aus, bis zu der der Achsenfaden, den ich als Neurofibrille deute, sich verfolgen läßt. Ich sehe in dem ganzen Stift den Rezeptor, welcher durch die Schwingungen des Trommelfells in Mitschwingungen versetzt und so erregt wird. Da die Scolopophore von verschiedener Länge sind, so ist es nicht unmöglich, daß sie auf verschiedene Tonhöhen reagieren.

3. Hemipteren. Tympanalorgane sind bei Wasserwanzen der Gattungen *Corixa*, *Macrocorixa* und *Sigara* beobachtet worden, deren Männchen Töne produzieren, während sie den stimmlosen Gattungen *Nepa*, *Notonecta* u. a. fehlen. Bei *Corixa* (**139**, **140**) stehen sie wie bei Zünslern und Spannern auf einer niederen Stufe, indem nur 2 Stifte vor-

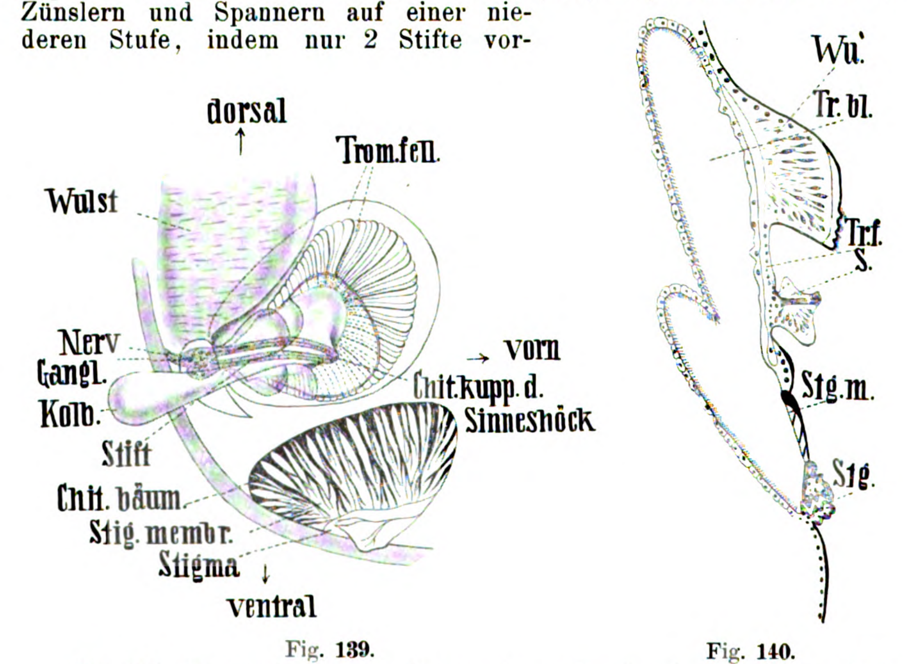


Fig. **139**. Fig. **140**.

Fig. **139**. Tympanalorgan von *Macrocorixa geoffroyi* nach HAGEMANN, etwas verändert.

Fig. **140**. Schnitt in dorsoventraler Richtung durch das Tympanalorgan von *Macrocorixa* nach HAGEMANN. *St.m* Stigmenmembran, *Stg* Stigma des Mesothorax, *S* Sinneshöcker, *Tr.f* Trommelfell, *Tr.bl* Tracheenblase, *Wu* Wulst.

handen sind und Hüll- und Kappenzellen fehlen. Unter der Wurzel der Vorderflügel liegt ein Hohlraum, in dem ventralwärts das zweite Stigma ausmündet. Darüber liegt das Trommelfell, welchem nach hinten zu sich eine gelbrote Anschwellung anschließt, welche in einen analwärts gerichteten, ebenso gefärbten kolbenförmigen Fortsatz (*Kolb*) ausläuft. In der Mitte des Tympanums sitzt auf der Anschwellung ein ungefärbter Sinneshöcker (**140** *S*) mit 2 rundlichen Chitinkuppen, an dem die Sinneszellen enden. Weiter gegen den Rücken zu folgt in dem Hohlraum ein dunkler Chitinwulst (*Wu*), welcher etwas über den Außenrand des Trommelfells vorspringt. Die Längsachse des Trommelfells und des Kolbens verläuft annähernd von vorn nach hinten. Das Trommelfell ist nur an seinem Außenrande glatt, während seine eigentliche Fläche radiär gefaltet ist. An diese Falten schließt sich nach hinten jene Erhebung des Sinneshöckers, welche in der Dorsoventralrichtung ungefähr 0,22 mm mißt. Die am Stigma sitzende Trachee schmiegt sich dem Trommelfell und dem Wulst dicht an und erweitert sich hier zu einer Blase (*Tr.bl*), deren nach außen gekehrte Fläche der Spiralleisten entbehrt. Zwischen Blase und Trommelfell verläuft ein Nerv (**139**), welcher unter dem Höcker zu einem Ganglion anschwillt und sich dann mit 2 Endschläuchen (Nerven?) bis zu den beiden Chitinkuppen fortsetzt. Jeder Endschlauch umschließt in der Nähe des Ganglions einen stiftförmigen Körper. Die Verhältnisse der zu ihnen gehörigen Sinneszellen bedürfen noch der Aufklärung; da HAGEMANN einen Strang vom Stift bis zur Kuppe zeichnet, scheint ein amphinematisches Scolopophor vorzuliegen; die Umhüllung des Stranges wäre dann eine Kappenzelle, und die Kerne der Hüllzellen liegen vielleicht in dem sog. Ganglion. Der Wulst ist eine Schutzeinrichtung gegen Druck vom Flügel her. Ob nun diese Organe zum Hören dienen, ist noch nicht sicher erwiesen, aber wohl möglich, da nach HAGEMANN Tiere mit exstirpierten Organen sich in ihrem Benehmen ändern. Der Kolben erinnert an die Tympanalkörperchen der Acridier und verstärkt wohl durch seine Bewegungen die Schwingungen des Trommelfells.

4. Acridier. Bei den Feldheuschrecken liegt das Trommelfell (**141** *T*) an der Seite des ersten Abdominalsegments, welches mit dem Metathorax mehr oder weniger verwachsen ist. Wir treffen es über dem Gelenk des Hinterbeins (CO_3) und dicht hinter dem 1. Abdominalstigma (a_1) an, und dieses und das Trommelfell werden von einer gemeinsamen Chitinleiste umfaßt. Es kommen alle Uebergänge zwischen einem freien und einem verdeckten Trommelfell vor. Es ist z. B. das Trommelfell:

- ganz freiliegend bei der mexikanischen Heuschrecke *Rhomalea centurio*,
- etwas eingesenkt, aber noch nicht verdeckt bei *Mecostethus grossus* (**141**),
- eingesenkt und halbverdeckt durch einen Lappen der unteren Tympanalleiste (**141** *uTL*) bei *Pachytylus migratorioides*.

In der Regel springt die obere Leiste vor; sie bedeckt das eingesenkte Trommelfell zu $^1/_6$ bei *Parapleurus typus*, zu $^1/_5$ bei *Stetheophyma variegatum*, zu $^1/_4$ bei *Pachytylus stridulus* und *Acridium tartaricum*, zu $^1/_3$ bei *Oedipoda coerulescens*, zu $^1/_2$ bei *Stenobrothus pratorum*, zu $^3/_4$ bei *Sten. variabilis* und zu $^4/_5$ bei *Sten. lineatus*, *viridulus*. Bei den letzteren führt ein schmaler Spalt in die Trommelfelltasche.

Wir schildern den feineren Bau des Gehörapparates von der Heuschrecke *Mecosthetus grossus* an der Hand der SCHWABEschen Unter-


10*



suchungen. Das Trommelfell sitzt so beweglich in der Körperwand, daß es an den Atembewegungen teilnimmt. Bei der Inspiration wird

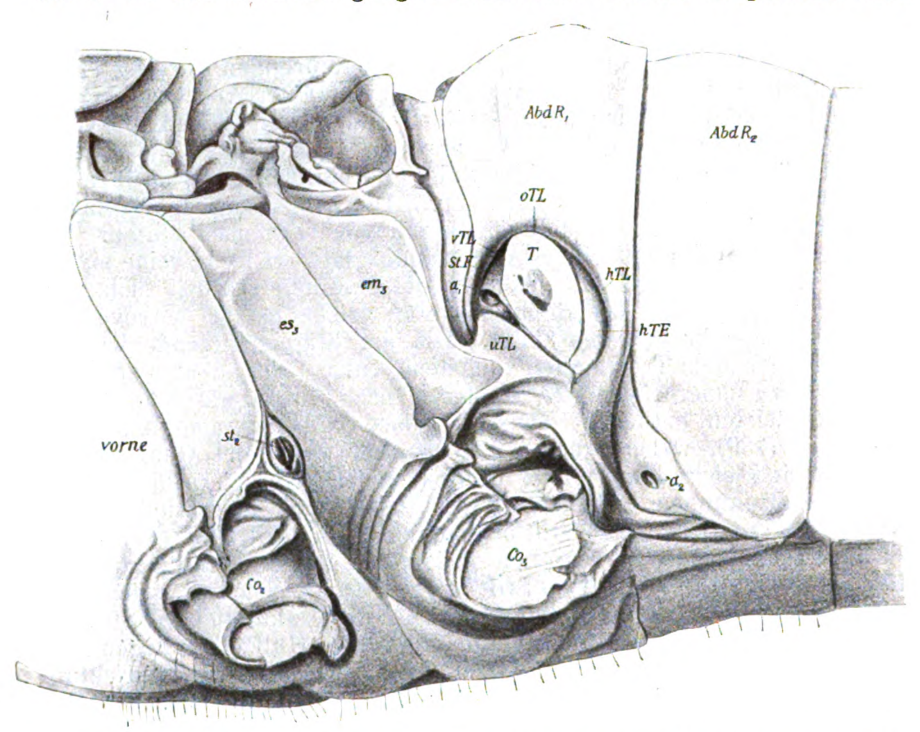


Fig. 141. Seitenansicht der linken Tympanalregion von *Mecostethus grossus* L., ♀, nach SCHWABE. $^{12}/_1$. a_1, a_2 Abdominalstigmen, *AbdR* Abdominalsegment, *Co* Coxa des 2. und 3. Beinpaares, *StF* Stigmenfeld, *T* Trommelfell, *vTL*, *oTL*, *hTL* vordere, obere, untere Tympanalleiste.

es nach innen gesogen, bei der Expiration nach außen getrieben. Das Stigmenfeld (*StF*) ist infolge Verwachsung mit der Hinterbrust weniger beweglich. Das Trommelfell ist eingespannt in einen durch Verdickung des Chitins gebildeten Rahmen (**142** *R*;

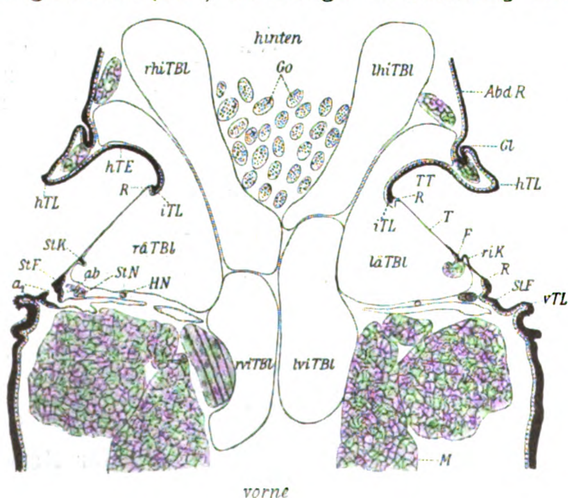


Fig. 142. Horizontalschnitt durch die Tympana (*T*) von *Oedipoda coerulescens* nach SCHWABE. *Go* Gonade, *M* Muskeln, *TBl* Tracheenblasen und zwar *räTBl*, *läTBl* rechte und linke äußere, *rviTBl*, *lviTBl* *rhiTBl*, *lhiTBl* die inneren, welche in vordere und hintere jederseits zerfallen, *stk* stielförmiges, *rik* rinnenförmiges Körperchen, *StN*, *HN* Nerven. Sonst wie Fig. 141.

diese Abbildung zeigt — allerdings von einer anderen Art — gut die Lage des Trommelfells in der Tympanaltasche *TT*), ist aber sehr dünn und auf seiner Oberfläche besetzt mit Dörnchen und Sinneshaaren. Auf seiner mittleren Oberfläche erkennt man unter der Lupe einige dunklere Streifen, welche von den sog. „Trommelfellkörperchen" herrühren, und

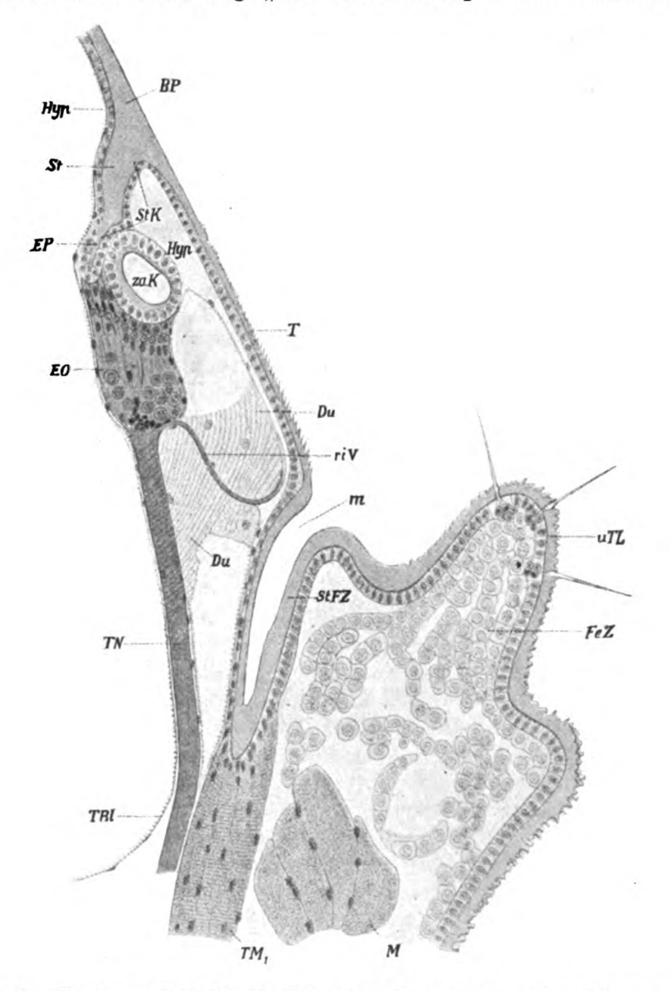


Fig. 143. Transversalschnitt des Tympanalorgans von *Mecostethus grossus*. ♂, nach SCHWABE. *BP, St, Stk, EP* Teile des stielförmigen Körperchens, *zak* Durchschnitt durch das zapfenförmige Körperchen, *T* Trommelfell, *TBl* äußere Tracheenblase, *Du* Duplikatur derselben, *EO* Endorgan, *TN* Tympanalnerv, *StFZ* Zapfen des Stigmenfeldes, *m* dessen Oeffnung, TM_1 Tympanalmuskel, *FeZ* Fettzellen, *ri V* Nerv, *M* Brustmuskel, *uTl* untere Tympanalleiste, ca. $^{90}/_{1}$.

ein kleines Loch. Es sind dies 4 verschiedene Verdickungen und Faltenbildungen der Cuticula, welche sehr wichtig sind, weil sich die Sinneszellen an sie anheften und sie also die Schwingungen des Tympanums auf sie übertragen. Sie werden unterschieden als:

1) rinnenförmiges Körperchen (**142** *riK*), eine nach außen vorspringende Falte, welche in **141** hinter dem Stigma a_1 als der

dunkle Strich erscheint, welcher etwas vor der Mitte des Trommelfells verläuft. An dieser Falte enden keine Hörzellen, aber Hautsinneszellen.

2) zapfenförmiges Körperchen, ein nach innen gerichteter hohler Chitinzapfen am oberen Ende des vorigen. Seine Eingangsöffnung erscheint in **141** als dunkler Punkt am oberen Ende des Rinnenkörpers; in **143** *zaK*, ist er quer durchschnitten, **144** zeigt die Endigung der Sinneszellen an ihm.

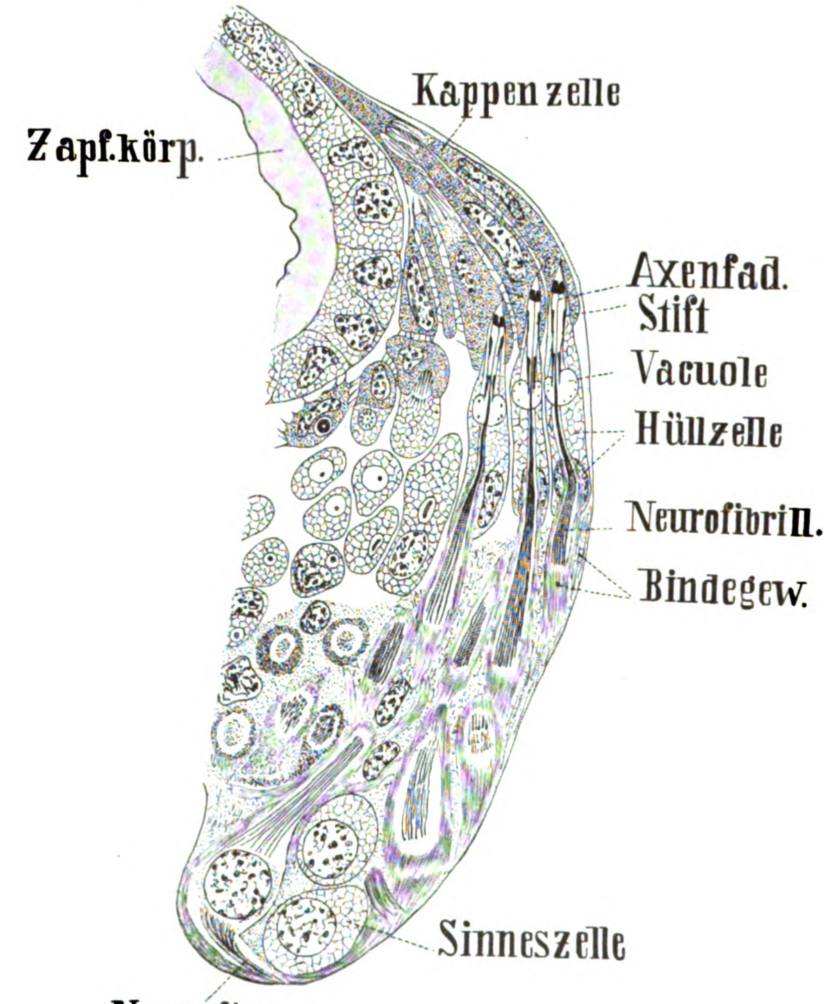


Fig. **144**. Schrägschnitt durch das Endorgan am zapfenförmigen Körperchen von *Mecosthetus* nach SCHWABE.

3) stielförmiges Körperchen, ein nach innen gerichteter Chitinauswuchs (*StK* **142**, **143**, **144**), welcher in eine etwas dünnere Endplatte (*EP*) ausläuft. In **141** erscheint es als der obere kleine Fleck.

4) **birnförmiges Körperchen**, eine Chitinverdickung hinter den drei vorher genannten und in geringer Entfernung von ihnen. Sie erscheint in **141** als ovaler Schatten.

Als weitere Hilfseinrichtungen gehören zu jedem Gehörorgan 3 Tracheenblasen (**142** *TBl*), zwei innere, welche hintereinander liegen, und eine äußere, welche direkt an das Trommelfell anschließt und durch einen Klappenmechanismus stets etwas mit Luft gefüllt ist. Sie legt sich mit einer Duplikatur (**143** *Du*) auch um das nervöse Endorgan (*EO*) und den Tympanalnerven (*TN*) herum. Dieser entspringt aus dem 3. Thoracalganglion und gibt an seinem Uebergang in das Endorgan einen zarten Ast (*riV*) an sensible Poren des rinnenförmigen Körperchens ab.

Wie aus **143** hervorgeht, liegt das sensible Endorgan in der Verlängerung des Tympanalnerven und heftet sich an den 2 hintereinander liegenden Trommelfellkörperchen, dem stielförmigen und dem zapfenförmigen an. Außerdem gibt es einen Seitenast an das birnförmige Körperchen ab. Das Endorgan steht also mit dem Trommelfell selbst nicht in Berührung, sondern empfängt dessen Schwingungen mit Hilfe jener 3Chitinverdickungen, welche sich also ebenso verhalten, wie die Gehörknöchelchen der Wirbeltiere. Die in größerer Zahl vorhandenen etwas gewundenen und strickartig zusammengedrehten Scolopophoren (**144**) entsprechen im allgemeinen dem Schema **133**, aber sie sind mononematisch, und es fehlt daher ein Strang, welcher von der Spitze des Stifts durch die Kappenzelle hindurch bis zur Haut verläuft. Der Stift ragt, wie bei **134**, nur ein Stück weit in die Kappenzelle hinein. Ferner fehlt ein Ligament (**133** *Fx*). Die Sinneszellen werden vielmehr von einem faserigen Bindegewebe umhüllt und zusammen gehalten, welches weiter nach außen zwischen den Hüll- und Kappenzellen einen hyalinen Charakter annimmt. Der Stift zeigt 10 längsverlaufende Wandverdickungen und an seiner Basis findet sich eine vakuolige Blase, die wohl wie bei Cicaden interzellular liegt. Die Sinnes- und die Hüllzellen haben helles, die Kappenzellen dunkelkörniges Protoplasma; die letzteren sind untereinander durch Plasmabrücken verbunden und heften sich am distalen Ende durch faserige Ausläufer an die Epidermis an.

5. Locustiden. Unter den Laubheuschrecken fehlen Trommelfelle bei den Gryllacriden und einigen Stenopelmatiden; bei allen übrigen ist die Tibia der Vorderbeine unter dem Kniegelenk etwas angeschwollen und trägt hier paarige Tympana, eins an der Vorder- und eins an der Hinterfläche. Sie liegen entweder ganz frei oder sie sind verdeckt durch eine Hautfalte, dem Trommelfelldeckel (**145** III). Beide Zustände können bei verschiedenen Arten derselben Gattung vorkommen. und in einigen Gattungen (*Phaneroptera, Phylloptera*) lassen sich an den Arten alle Uebergänge nachweisen. Bei *Phaneroptera nigripes* sind z. B. beide Trommelfelle offen, bei *Phan. rostrata* ist das vordere zur Hälfte verdeckt, bei *Phan. macropoda* ist das vordere und das hintere zur Hälfte verdeckt. Wir schildern die Verhältnisse von *Decticus verrucivorus* an der Hand der Untersuchungen von SCHWABE. Die Trommelfelle sind hier vollständig verdeckt und liegen an der Innenwand einer tiefen Tasche (**147** *TrK*), in welche ein gebogener Spalt an der Außenfläche der Tibia führt. Unter jedem Vorderbeinknie liegen zwei solcher Spalten. Die Trommelfelle sind äußerst dünne, ovale Membranen, von den Dimensionen 900 : 400 μ, welche je einer Tracheenblase eng aufliegen. Die Trachee der Tibia spaltet sich nämlich etwas



unter dem oberen Trommelfellende in zwei Aeste (**146**), welche sich eng an die Tympana anlegen und den ganzen Raum zwischen ihnen ausfüllen. Der nach außen liegende Blutkanal (**147** *Bk*) mit Fett und Blutzellen ist in der Tympanalregion von dem Muskelkanal (*Mk*) an der inneren Beinwand vollständig abgetrennt. Der letztere umschließt den Tibial- und den Tarsalnerven und einige Tarsalmuskeln. Die vordere und die hintere Trachee legen sich mit ihren gebogenen mittleren Wänden eng aneinander und bilden so den starren elastischen Steg (**147** *St*), welcher die Außenwand der vorderen Trachee gespannt erhält. Dieser Umstand ist wichtig, weil dieser Außenwand die Scolopophoren der Crista acustica aufliegen. Auch die an den Muskelkanal grenzenden Tracheenwände sind stark chitinisiert, um die Tracheen prall zu erhalten und vor Muskeldruck zu bewahren. Die tibialen Sinnesorgane der Laubheuschrecken bestehen aus drei Gruppen von flächenhaft ausgebreiteten Sinneszellen (**146**). Sie werden vom Knie abwärts unterschieden als Subgenualorgan (*SO*), als Zwischenorgan (*ZwO*) und als Hörleiste, Crista acustica (*Cra*).

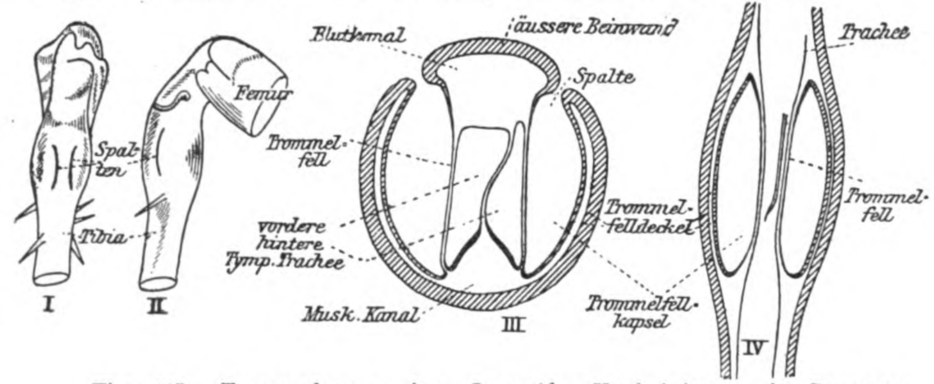


Fig. 145. Tympanalorgan eines Locustiden-Vorderbeins nach SCHWABE. *I* Tibia von außen, *II* von der Seite, *III* im Querschnitt, *IV* im transversalen Längsschnitt.

Das Subgenualorgan entspricht dem schon oben von anderen Insekten geschilderten chordotonalen Apparat. Es liegt über der Tympanalregion. Seine Sinneszellen sind in einem Bogen angeordnet, und ihre verschieden langen Kappenzellen heften sich, dicht zusammengedrängt, an einer Stelle der hinteren Beinwand (*J*) und oberhalb des hinteren Trommelfelles an. Das Organ liegt frei im Blutkanal, ohne die Trachee zu berühren. Die Sinneszellen werden von zwei Nerven versorgt, von dem sog. Subgenualnerven (*SN*), welcher ein Seitenast des Beinnerven ist, und von einem Zweige (*tSN*) des Tympanalnerven (*TN*). Der Beinnerv und der Tympanalnerv entstammen dem Vorderbrustganglion.

Das Zwischenorgan schiebt sich zwischen die vordere Beinwand und das Subgenualorgan ein. Es wird innerviert von zwei kleinen Seitenästen (ZwN_1, ZwN_2) des Tympanalnerven und zerfällt in zwei Gruppen von Sinneszellen, weshalb auf der Abbildung zwei Reihen von Stiftkörperchen (*ZwStfK*) zu sehen sind, während von den Sinneszellen selbst nur die mehr nach außen liegenden dargestellt wurden. Ihre Kappenzellen berühren die proximalen Endschläuche (*prE*) der Hörleiste und bilden mit diesen einen kompakten Zellhaufen (*KZH*). Eine

Berührung mit der Trachee findet nicht statt und daher existiert auch keine Beziehung zu dem Trommelfelle.

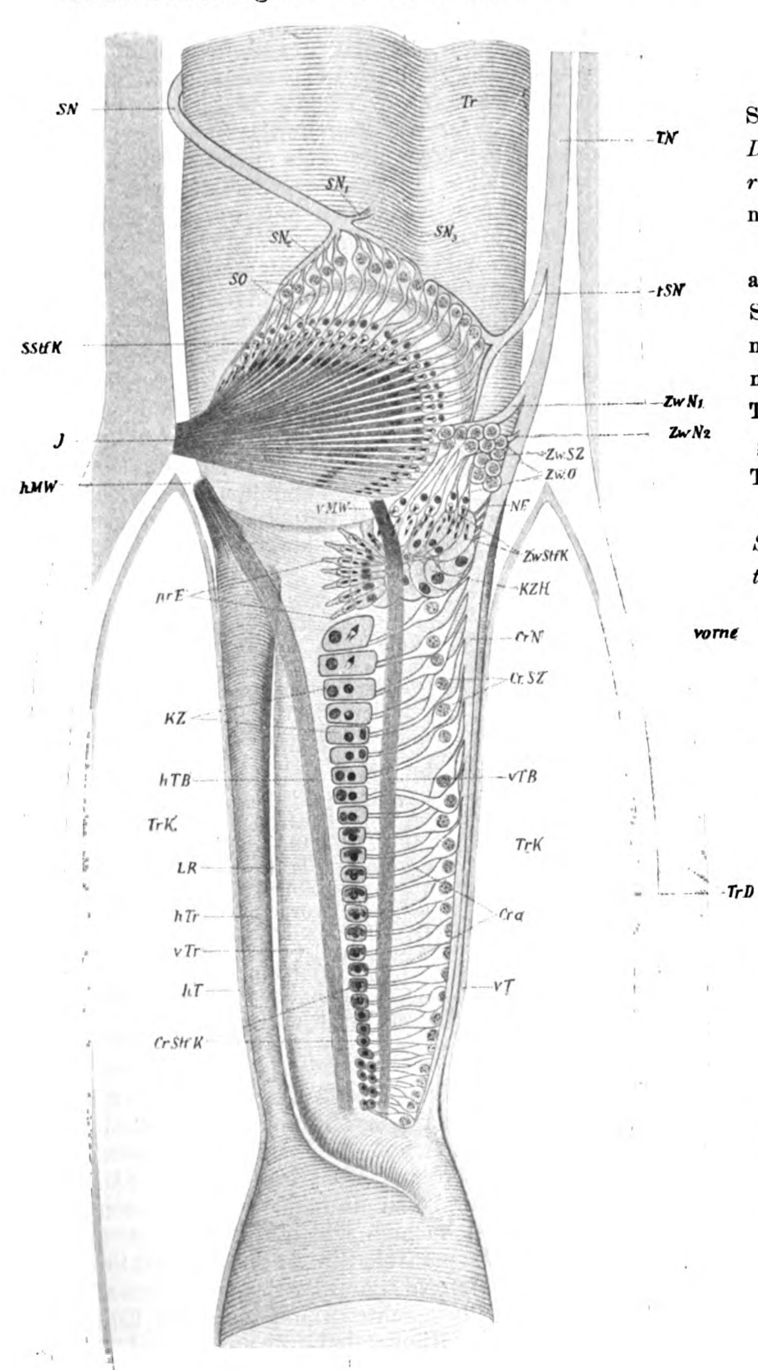


Fig. 146. Tibiales Sinnesorgan von *Decticus verrucivorus* nach Entfernung der äußeren Beinwand, von außen gesehen, nach SCHWABE. Bezeichnungen von oben nach unten: *Tr* Trachee, *SN* Subgenualnerv, *TN* Tympanalnerv, *SO* Subgenualorgan, *SStfK* dessen Stifte, *tSN* dessen Nerv, *J* Anheftungsstelle, *ZwO* Zwischenorgan, *ZwN* dessen Nerven, *ZwStfK* dessen Stifte, *KZH* Kappenzellen, *prE* proximale Endschläuche der Hörleiste, *CrN* Cristanerv, *CrSZ* Cristasinneszellen, *KZ* Kappenzellen, *TrK* Trommelfelltasche, *hTr*, *vTr* hintere, vordere Trachee, *hT*, *vT* hinteres, vorderes Trommelfell, *hTB*, *vTB* hinteres, vorderes Tragband, *CrStfK* Cristastifte.

Die Crista acustica (Hörleiste, SIEBOLDsches Organ) allein ist funktionell von dem Trommelfelle abhängig und kann daher als ein tympanales Organ bezeichnet werden. Es besteht aus zahlreichen Sinneszellen, welche einreihig oder alternierend der Außenwand der vorderen Trachee aufsitzen (s. den Querschnitt **147**) und vom distalen Ende des Tympanalnerven (*CrN*) versorgt werden. Auch hier kann man zwei Gruppen von Sinneszellen unterscheiden, die proximalen (*prE*) Endschläuche, welche eng zusammen liegen und sich an das Zwischenorgan anschließen, und die eigentliche Crista, deren Zellen getrennt und mit allmählich kürzer werdenden Endschläuchen nebeneinander wie die Saiten eines Klaviers verlaufen. Bei *Dect. verr.* gehören 7 zur ersteren, 33 zur letzteren Gruppe. Alle diese Sinneszellen sind, wie **147** erkennen läßt, rechtwinklig geknickt, indem die eigentliche Zelle und der Anfangsteil des Endschlauchs der Trachee aufliegen, während die distale Streke mit dem Stift und der Kappenzelle in der medialen Ebene des Beines nach außen gegen den Blutkanal gerichtet ist. Der Cristanerv (*CrN*) verläuft neben dem Trommelfell und der Tracheen-

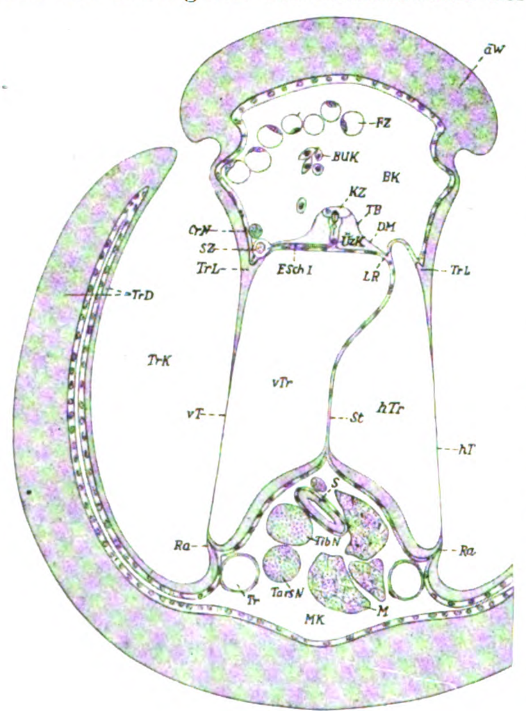


Fig. 147. Querschnitt durch die Tibia von *Decticus verrucivorus* in der Mitte der Crista acustica nach SCHWABE. *äW* äußere Beinwand, *Sp* Spalt zur Trommelfelltasche, *BK* Blutkanal mit Fettzellen (*FZ*), Blutzellen (*BltK*), *MK* Muskelkanal mit Muskeln (*M*), Sehne (*S*), Tracheen (*Tr*), Tibial- und Tarsalnerv (*TibN*, *TarsN*), *vT*, *hT* vorderes, hinteres Trommelfell zwischen den Chitinleisten (*TrL*, *Ra*), *vTr*, *hTr* vordere, hintere Trachee, *St* Steg, *CrN* Cristanerv, *SZ* Sinneszelle, *ESchl* Endschlauch, *ÜzK* Umhüllungszelle, *KZ* Kappenzelle, *DM* Deckmembran, *TB* Tragbänder.

kante. An der Knickstelle liegt der Kern der Hüllzelle (*Üzk*) des Endschlauchs, welcher von hier bis zur Kappenzelle reicht. Aehnliche Hüllzellen umgeben aber auch in mehrfacher Zahl die Sinneszellen selbst und den trachealen Fortsatz derselben. Die Kappenzellen (*Kz*) liegen wie ein Deckel über dem Stift. Dazu kommt nun noch eine dünne Deckmembran (*DM* und *TB*), welche sich wie ein Zeltdach über die Crista und das Zwischenorgan ausspannt. Sie enthält angeblich keine Zellkerne und ist wohl zu deuten als eine eigenartige bindegewebige Hülle, zumal der von ihr überdachte Raum um den Endschlauch herum von einer gallertigen Bindesubstanz mit einzelnen Kernen erfüllt ist. In **146** sind die absteigenden Teile der Deckmembran, die sog. Tragbänder, mit *vTB* und *hTB* bezeichnet. Es ist

beachtenswert, daß hier die Kappenzellen, abweichend von anderen Scolopophoren, nicht an das Integument anstoßen, sondern mit der Deckmembran frei in den Blutkanal hineinragen.

Bezüglich der Funktion kann es wohl als sicher gelten, daß die tympanale Crista zum Hören dient. Da die Endschläuche sowohl in ihrem trachealen wie in ihrem medianen Abschnitte gegen die Spitze des Organs zu allmählich immer kleiner werden, so liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie bei den Längenabstufungen der Fasern der Basilarmembran der Wirbeltierschnecke, und man darf annehmen, daß sie auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt sind. Das hintere Tympanum und die hintere Tracheenblase verstärken durch ihre Schwingungen diejenigen der vorderen Blase, welcher die Sinneszellen aufliegen. Es spricht gegenwärtig nichts dafür, daß auch das Zwischenorgan und das Subgenualorgan eine akustische Funktion haben. Sie gleichen vielmehr den Chordotonalorganen in so hohem Maße, daß ich sie für Erschütterungsorgane halte.

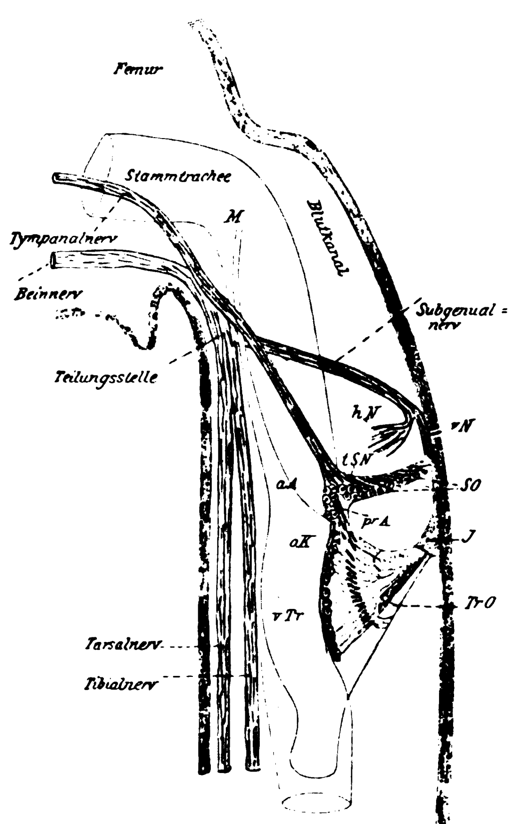


Fig. 148. Tibiale Sinnesorgane von *Gryllus domesticus* nach Entfernung der vorderen Beinwand, halbschematisch nach SCHWABE. *vTr* vordere Trachee, *aA* deren aufsteigender Ast, welcher bei *M* einmündet, *SO* Subgenualorgan. *hN*, *rN*, *tSN* dessen Nerven, *TrO* Tracheal(Gehör)-organ, *prA* dessen proximaler Abschnitt.

6. Bei den Grillen finden wir äußerlich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Laubheuschrecken, nämlich ein oder zwei Trommelfelle unter dem Knie des Vorderbeines; aber es gibt unter ihnen auch viele Arten, welche keine Trommelfelle besitzen, und diese ermangeln auch fast ausnahmslos der Stridulationsorgane (Zirpadern) auf den Flügeln, während umgekehrt die tympanalen Formen solche besitzen. Es ist also hier der Zusammenhang zwischen tonerzeugenden und schallwahrnehmenden Apparaten sehr auffällig. In derselben Gattung können beide Zustände nebeneinander vorkommen. So hat z. B. *Gryllus apterus* keine Flügel und Trommelfelle, während die übrigen Arten dieses Genus damit begabt sind. Das vordere und das hintere Trommelfell sind selten annähernd gleich gebaut; meist ist das eine größer als das andere und von anderer Form (bei *Gryllus campestris* und *domesticus,* **149**, ist das hintere sehr groß und lang oval, das vordere klein und rund),

oder das eine liegt frei, während das andere in einem Spalt verdeckt ist. Zuweilen ist auch nur eins vorhanden, so z. B. das vordere bei *Gryllotalpa vulgaris*. Trotz der äußeren Aehnlichkeit mit den Locustiden ist der anatomische Bau bei den Grillen ganz anders, so daß die tympanalen Organe nicht voneinander, sondern höchstens von einer gemeinsamen Grundform abgeleitet werden können. Nur das Subgenualorgan (**148** *SO*) ist beiden gemeinsam und wird auch in derselben Weise von einem Ast des Beinnerven und dem Tympanalnerven versorgt. Da das Gehörorgan der Grillen unmittelbar an dieses anstößt, so ist es vielleicht homolog dem Zwischenorgan der Locustiden. Wie **148** erkennen läßt, spaltet sich die Beintrachee ungefähr bei *M* in eine kleine vordere (*vTr*) und eine große hintere, welche sich bald darauf wieder vereinigen. Der Außenkante dieser vorderen Trachee liegt das Gehör-

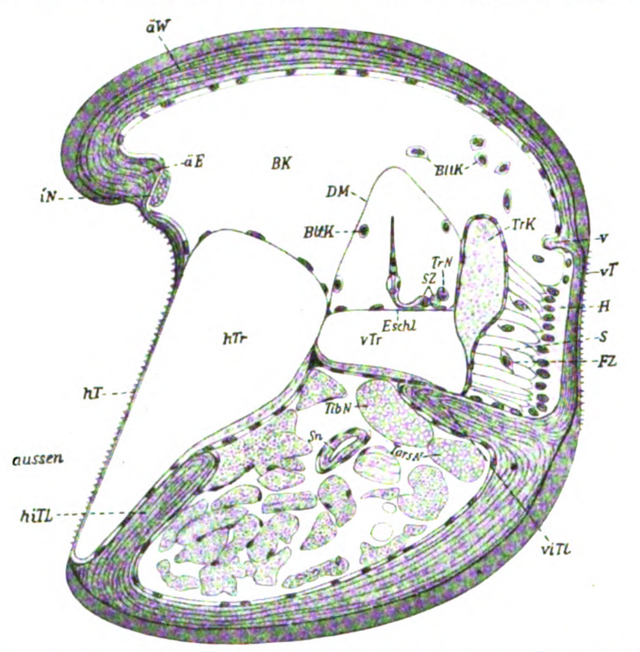


Fig. **149.** Querschnitt durch die Tibia von *Gryllus domesticus* nach SCHWABE. *äE*, *v*, *viTL*, *hiTL* Chitinverdickungen, *TrK* Trachealkörperchen, *Sn* Sehne, *S* Suspensorium, *BK* Blutkanal, *Bltk* Blutkörper, *TibN* Tibialnerv, *TarsN* Tarsalnerv, *Fz* Fettzelle. Uebrige Bezeichnungen im Text.

organ an, dessen kegelförmig konvergierende Endschläuche sich mit ihren Kappenzellen, von einer Deckmembran umhüllt, an die äußere Beinwand anheften (*J*). Aus dem Querschnitt, **149**, sind die weiteren Verhältnisse ersichtlich. Nur das dünne hintere Trommelfell (*hT*) wird durch die Schallwellen in Schwingungen versetzt, die sich auf die hintere Trachee (*hTr*) und weiter auf die vordere (*vTr*) übertragen. Die letztere bildet einen gegen die äußere Beinwand (*äW*) gerichteten Blindsack, welcher mit einer nicht sehr festen Chitinmasse, dem Trachealkörperchen (*TrK*), gefüllt ist, das ebenfalls in Schwingungen gerät. Diese werden nach einer Auffassung auf die unter der Deckmembran (*DM*) befindliche Blutflüssigkeit übertragen, in deren Mitte die Endschläuche (*Eschl*) liegen, während die Sinneszellen (*SZ*) und der Nerv (*TrN*) sich der

Außenwand der Trachee anschmiegen. Wenn diese Auffassung richtig ist, so spielt eine Flüssigkeit bei der Leitung der Schwingungen eine wichtige Rolle, ebenso wie im Labyrinth der Wirbeltiere die Perilymphe. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, sondern glaube, daß hier dieselben mechanischen Prinzipien vorliegen wie bei Locustiden: die Luftschwingungen in *vTr* wirken auf die Sinneszellen, und das Trachealkörperchen dient zur Verfestigung und durch sein Mitschwingen zur Reizverstärkung. Das vordere Trommelfell (*vT*) ist so dick, daß es nicht als schwingende Membran dienen kann. Von seiner mächtigen Hypodermis (*H*) spannen sich Fortsätze (*S*) zur Matrix des Trachealkörperchens aus, um diesen einen gewissen Halt zu geben. Dieser Gehörapparat wird als Trachealorgan bezeichnet im Gegensatz zum Tympanalorgan der Heuschrecken, da er sich nicht in nächster Nachbarschaft des Trommelfells befindet.

Wichtiger als dieser Gegensatz ist die Tatsache, daß die Gehörorgane der Locustiden und Grillen so verschieden gebaut sind, daß sie trotz äußerer Aehnlichkeit (zwei Trommelfelle, gleiche Lage und Innervierung, Spaltung der Trachee) in keinem genetischen Zusammenhang stehen können, sondern als homoiologe Bildungen anzusehen sind. Die wichtigsten Unterschiede sind:

Locustiden	Grillen
Crista acustica nicht am Integument befestigt.	Endschläuche an der äußeren Beinwand inseriert.
Tympanales Organ.	Tracheales Organ.
Ohne Trachealkörperchen.	Mit Trachealkörperchen.
Zwei gleiche schwingende Trommelfelle.	Das vordere Trommelfell dient zur Stütze, nur das hintere schwingt, oder nur eins vorhanden.

Diese Gegensätze sind so tiefgreifend, daß man das Organ der Grille auch nicht als eine Vorstufe zu demjenigen der Laubheuschrecke ansehen kann. Dagegen könnte die gemeinsame Stammform dieser beiden Familien ein Zwischenorgan haben, welches sich bei den Grillen in das Trachealorgan verwandelte, während es bei den Locustiden zu der Crista auswuchs. Hand in Hand mit diesen Veränderungen dürften sich die Trommelfelle entwickelt haben. Daß diese Differenzierungen nur an den Vorderbeinen auftraten, hängt vielleicht damit zusammen, daß nur hier das Subgenualorgan ein Zwischenorgan abspaltete und damit die Grundlage für die Ausbildung von Gehörorganen schuf.

III. Das Johnstonsche Organ.

Ich erwähne hier das von Johnston im zweiten Antennenglied der Mücken gefundene Organ, welches bei den ♂ dieser Tiere sehr viel stärker ausgebildet ist als bei den ♀ und bei ersteren als Gehörapparat zu dienen scheint. In einfacher Form ist es an derselben Stelle bei vielen Insekten (*Libellula, Aphis, Panorpa, Phryganea, Melolontha, Epinephele, Formica, Vespa, Apis, Bombus,* Fliegen) beobachtet worden und dient dann vermutlich als Gefühlsorgan für die Stellung des Fühlers. Bei den mit tympanalen Organen versehenen Heuschrecken (*Locusta, Stenobrothus*) scheint es zu fehlen oder nur sehr schwach entwickelt zu sein. Wahrscheinlich kommen Stifte in den Sinneszellen vor. Auch sind Hüllen- und Kappenzellen bis jetzt noch nicht sicher nachgewiesen. Aus manchen Beobachtungen geht hervor, daß die Mücken auf Schallreize reagieren; fraglich ist jedoch, ob sie sie als Töne oder mechanische Reize wahrnehmen. Es ist sehr wohl mög-



lich, daß die ♂ mit dem JOHNSTONschen Organ die von den ♀ beim Fliegen erzeugten Töne empfinden, und sie auf diese Weise auch bei Nacht auffinden. Fig. **150** zeigt einen Längsschnitt durch das männliche Organ. Das zweite Glied bildet einen Becher, in dessen Grunde das dritte Glied auf der als Trommelfell dienenden Gelenkhaut (*P*) aufsitzt. Die Antenne ist bei der männlichen Mücke mit sehr langen Haaren besetzt, welche, wie nachgewiesen, zum Teil in starke Mitschwingungen geraten, wenn eine Stimmgabel mit dem Ton der ♀ angeschlagen wird. Diese Schwingungen werden sich auf das Trommelfell (*P*) übertragen, welches auf seiner Basalfläche nach außen in seinem ganzen Umkreise in zahlreiche Chitinfortsätze (*A*) ausläuft. Unter der Haut des Gliedes liegt zu äußerst eine dicke Schicht mit Ganglien-

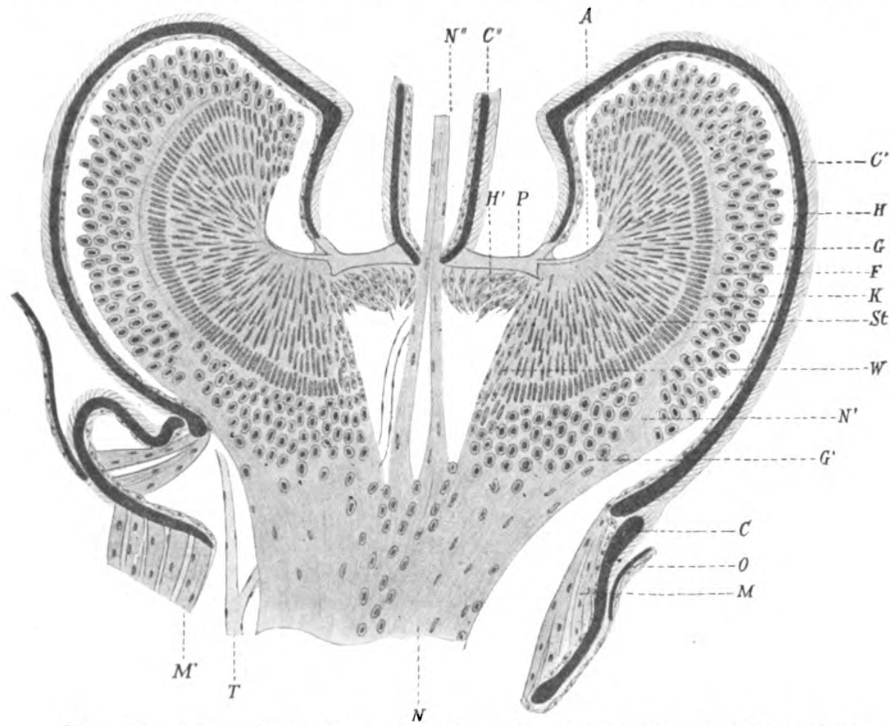


Fig. **150**. Längsschnitt durch das erste (*C*), zweite (*C'*) und dritte (*C''*) Antennenglied der Mücke *Mochlonyx culiciformis*, ♂, nach CHILD ($^{400}/_1$). *H*, *H'* Hypodermis, *G*, *G'* Ganglienzellen, *F* Nervenfibrillen, *K* erste Kernreihe der Stäbchen (*St*), *N*, *N'*, *N''* Nerven, *T* Tracheen, *M* Muskeln, *P* Gelenkhaut = Trommelfell, *A* dessen Fortsätze, *O* Kopfhaut.

zellen (*G*), welche aus Hypodermiszellen hervorgehen und mit vielen Seitenästen des zentralen Antennennerven (*N*) in Verbindung stehen. Sie setzen sich in Stränge (*St*) fort, welche an jenen Chitinspangen (*A*) enden, nachdem sie zunächst bei *F* eine Faserschicht gebildet haben. An jedem Strang liegen zwei Kerne (**151**, **152**). Die basalen (*K*) liegen nebeneinander, während die distalen sich auf sehr verschiedenen Höhen anordnen. CHILD, dem wir die vorstehende Schilderung entnehmen, glaubt auch Stifte in den Strängen gesehen zu haben. Sollten hier echte Scolopophoren vorliegen, so würden die Basalkerne vermutlich

zu Hüllzellen, die distalen zu Kappenzellen gehören. Die Antennen der weiblichen Mücken sind nur mit kurzen Haaren besetzt, und die zweiten Glieder sind viel weniger verbreitet als bei den ♂ und entbehren der becherförmigen Vertiefung (**152**). Auch läuft die Gelenkhaut (*P*) nicht in Fortsätze aus, so daß die Stränge des viel kleineren Sinnesorgans direkt an ihr enden. Noch einfacher ist das Organ in anderen Insektenordnungen gebaut und zeigt auch bei diesen keine sexuellen Unterschiede. Es ist sehr gut möglich, daß es sich bei diesen und den weiblichen Mücken nur um Tastorgane handelt, indem die Druckreize auf die Gelenkhaut und damit auch auf die Sinneszellen übertragen werden. Nur bei den männlichen Mücken würde sich dann ein Gehörapparat daraus entwickelt haben. Bei *Dytiscus* besteht es nach LEHR aus spindelförmigen Gruppen von Ganglienzellen, welche in ihrem distalen Fortsatz einen Achsenfaden umschließen (**153**). Echte Stifte fehlen und

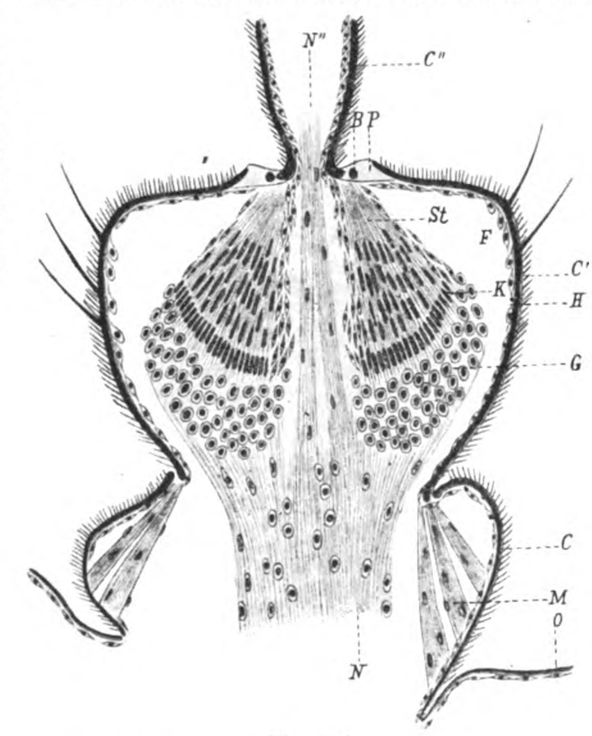


Fig. 151. Fig. 152.

Fig. 151. Ein Stäbchen aus Fig. 150.

Fig. 152. Längsschnitt durch das JOHNSTONsche Organ von *Mochlonyx culiciformis*, ♀, nach CHILD ($^{400}/_{1}$). Bezeichnung wie in Fig. 150.

auch Hüll- und Kappenzellen konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. BERLESE zeichnet sie bei *Vespa* und erwähnt auch den Achsenfaden. Bei *Aeschna* verästelt sich ein Teil der Sinneszellen baumförmig und endet mit kleinen Anschwellungen an der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Fingerglied.

IV. Die sog. Hörhaare der Spinnentiere.

Bei den Spinnentieren finden sich sehr beweglich eingelenkte Haare meist in Reihen an verschiedenen Stellen des Körpers, welche von DAHL als Hörhaare (T r i c h o b o t h r i e n) angesprochen werden. Sie sitzen

bei Skorpionen und Pseudoskorpionen nur auf den Scheren, bei den echten Spinnen auf den Palpen und Beinen, bei den Pedipalpen nur auf den Beinen und bei größeren Milben auf dem Vorderteil des Rumpfes. Bei Wolfsspinnen soll die Hörfähigkeit dadurch bewiesen werden, daß diese Tiere durch das Brummen einer Fliege angelockt werden können, auch wenn diese durch eine Gazewand verdeckt ist und nicht gesehen werden kann. Die Männchen von *Pisaura nurabilis* Cl. erzeugen knackende Töne durch Schlagen des Hinterleibes gegen die Unterlage, was auf Hörfähigkeit hinweist. Bei *Mygale stridulans* und einigen anderen Arten sind Zirporgane nachgewiesen. Jene Haare werden von einem Nerven versorgt, sind also sicher sensibel. Für ihre akustische Funktion spricht, daß sie durch Töne in Schwingungen geraten und meist in der Größe regelmäßig abgestuft sind. Sie sind auch anders gebaut als die echten Tasthaare, indem sie in becherartigen Vertiefungen des Chitins sitzen. Die Deutung dieser Haare als Gehörorgan ist unsicher, da nicht nachgewiesen ist, daß die Hörfähigkeit nach Entfernung der Haare verloren geht.

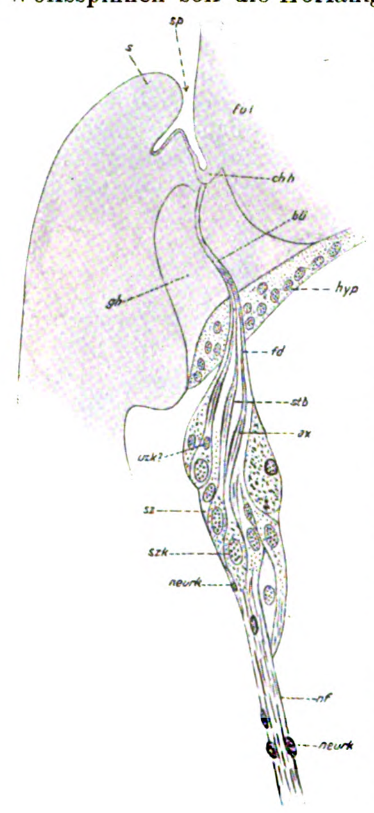


Fig. 153. Längsschnitt durch das Johnstonsche Organ von *Dytiscus* nach Léhr, $^{310}/_{1}$. *ax* Achsenfaser, *bü* Bündel der Endschläuche (*fd*), *chh* Chitinhäutchen, *hyp* Hypodermis, *neurk* Kern der Neurilemmzelle, *nf* Nerv, *sp* Spalt im Chitin, *stb* Stäbchen, *sz* Sinneszelle, *szk* deren Kern, *uzk* Kern der Umhüllungszelle.

Da sie vielfach mit kleinen Zähnchen besetzt, also rauh sind, kann es auch sein, daß sie zur Wahrnehmung darüber gleitender Gegenstände dienen.

D. Phylogenie der Chordotonal- und Gehörorgane der Insekten.

Diese Sinnesapparate werden in erster Linie charakterisiert durch die Scolopalzellen. Wir haben diese kennen gelernt als primäre Sinneszellen, die aus Epidermiszellen hervorgehen, aber nach innen rücken und distal zu einem Endschlauch ausgezogen sind, welcher mit einem inneren Stiftchen abschließt. Dieses besteht aus einer terminalen Verdickung der Achsenfaser (Neurofibrille), welche frei von der Grenzmembran des Endschlauches umhüllt wird (**133**) oder auch mit ihr verwächst (**138** B, **138** III). Im letzteren Falle erscheint der Stift hohl, mit oft verdickter Wandung und zentraler Neurofibrille. Ich sehe in dieser Scolopalzelle eine Anpassung an die Chitincuticula, welche es unmöglich macht, daß die Sinneszelle mit einem freien Stiftchen abschließt, wie es sonst bei Wirbellosen die Regel ist (**1** *a*, *c*). Aehnliche

Sinneszellen kommen auch sonst bei Insekten vor: in **21** sieht man einen deutlichen Endschlauch mit Achsenfaser, Stiftkörper und Hüllzellen von der Sinneskuppel eines Schmetterlingsflügels, und **22** zeigt dieselben Organe aus der Haltere einer Fliege, bei der der Stiftkörper (hier Pilzkörper genannt) sich wie bei einem amphinematischen Chordotonalorgan (**133**) durch Fäden mit der Chitincuticula verbindet. In diesen beiden Beispielen gehört aber die Sinneszelle noch zur Epidermis, während sie in den echten Scolopophoren unter sie gerückt ist und nur durch Kappenzellen mit ihr verwächst. Es ergibt sich somit folgender Weg für die phyletische Differenzierung der Chordotonalorgane.

I. Primäre Sinneszellen, welche zwischen den Epidermiszellen ohne nachweisbare besondere Einrichtung am Chitin endigen, etwa wie *sz* in **24**.

II. Der Zellkörper rückt mehr in die Tiefe, der Endschlauch verbreitert sich distal knopfartig (**16**).

III. Die Sinneszelle wird von subepithelialen Hüllzellen umgeben, und ihre Achsenfaser verdickt sich in dem Endknopf zu einem dem Chitin angelagerten Stiftkörper (**21**), wodurch die Reizempfindlichkeit erhöht wird.

IV. Der Endknopf rückt vom Chitin ab, bleibt aber mit ihm durch kurze Fäden in Verbindung (**22**).

V. Aus derartigen Vorstufen geht der amphinematische Scolopophor (**133**) hervor, indem die Sinneszelle noch weiter nach innen, verlagert wird und zwar passiv durch den Austritt von Kappenzellen aus der Epidermis (**133**). Die an die Cuticula herantretenden Fäden, welche als Bildungen der Zellmembran anzusehen sind, werden dadurch sehr verlängert. Indem die Sinneszelle auch proximal durch epitheliale Zellen oder durch bindegewebige Fasern sich an ein Chitinstück anheftet, kann sie über die Stellung und Bewegung der beiden Fixationspunkte orientieren und wird durch ihre Spannung besonders geeignet zur Wahrnehmung von Erschütterungen.

VI. Indem die Sinneszelle noch weiter in die Tiefe gedrängt wird durch Wachstum und Vermehrung der distalen Kappenzellen, bilden die Fäden sich zurück, und es entsteht der mononematische Scolopophor (**134**).

Der merkwürdigste Punkt dieser Reihe ist das Abrücken des Endschlauches der ursprünglich taktilen Sinneszelle vom Chitin, also von der Reizstelle, wodurch die Aufnahme von Tastreizen unmöglich wird. Eine lamarckistische Beurteilung ist also ausgeschlossen. Man muß in diesem Falle eine zufällige Mutation annehmen, die sicherlich zuerst eher nachteilig als vorteilhaft war. Erst als sich die gespannte Aufhängung vollzogen hatte, konnte durch einen Funktionswechsel die Sinneszelle wieder dem Körper von Nutzen sein. So kann in der Phylogenie auch ein zeitweiliger Rückschritt die Bahn frei machen zu einer Vervollkommnung in einer neuen Richtung. Auf einer höheren phyletischen Stufe wurden aus den Erschütterungsorganen akustische Apparate. Die wundervolle Gabe des Hörens, auf der schließlich die Sprache und alle höhere Kultur beruht, tritt uns hier zum ersten Male entgegen, und es ist sehr interessant zu verfolgen, wie dieser abermalige Funktionswechsel sich vollzogen hat. Natürlich sprechen wir an dieser Stelle nur von den Insekten, bei denen, abgesehen von den noch zweifelhaften Johnstonschen Organen, nicht weniger als 8 ver-



schiedene homoiologe Hörorgane polyphyletisch entstanden sind: Organe am Vorderknie bei Grillen (**148, 149**) und Laubheuschrecken (**145, 146**), am 1. Abdominalsegment bei Feldheuschrecken (**141, 142**), am 2. bei Cicaden (**138**B), unter der Vorderflügelwurzel bei Wasserwanzen (**139, 140**) und sogar drei Apparate bei den auch in anderer Hinsicht hochdifferenzierten Schmetterlingen [in der Vorderflügelwurzel bei Tagfaltern (**136**), am Metathorax bei vielen Nachtfaltern (**137, 138**) und am ersten oder zweiten Hinterleibsring bei Spannern und Zünslern]. Drei Organisationsverhältnisse haben diese bemerkenswerte Tatsache veranlaßt: Chordotonalorgane kommen an den verschiedensten Stellen des Insektenkörpers vor, ebenso dünnhäutige Partien des Chitins, welche zu Trommelfellen wurden, und die überall vorhandenen Tracheen konnten sich leicht zu Blasen erweitern. Dünnhäutig sind besonders die Gelenkhäute, daher ist die Verbindung von Thorax und Abdomen ein bevorzugter Platz, der zweimal bei Schmetterlingen und ferner bei Acridiern und Cicaden sich zum Trommelfell umwandelte. Auch das Johnstonsche Organ sitzt an einer Gelenkhaut (**150**). An den Wurzeln der Flügel kommen Chordotonalorgane mit Vorliebe vor und regulieren hier wohl die Flugbewegungen. Daher ist es nicht auffallend, daß bei Tagschmetterlingen und Wasserwanzen gerade diese Region zum Sitze des Ohres wurde. Am absonderlichsten erscheint zunächst die Lage am Knie bei Locustiden und Grillen. Aber gerade an den Vorderbeinen sind subgenuale Erschütterungsorgane bei Insekten sehr verbreitet und orientieren beim Schreiten darüber, ob die Unterlage ruhig oder bewegt ist. So wird es begreiflich, daß der distale Teil derselben eine ganz neue Funktion übernahm. Rückten die Scolopalzellen durch zufällige Variation an eine dünne Chitinmembran, so mußten Schallwellen sie erschüttern, und die Empfindung mußte besonders stark werden, wenn eine benachbarte Trachee als Resonanzboden sich anschmiegte oder wenn chitinige Fortsätze des Trommelfells (Tympanalkörperchen der Wasserwanzen (**139** *Ko*) und der Acridier (**143** *StK*, *zuK*) oder der Trachee (Trachealkörperchen, **149** *TrK*, der Grillen) in Mitschwingungen versetzt wurden. Tracheenblasen kommen bei vielen Insekten an der Wurzel des Abdomens vor, während gewöhnliche Tracheen sich überall anlagern konnten. Für eine selektionistische Betrachtungsweise sind also auch diese Sinnesorgane sehr geeignet. Wie weit aber die Apparate im einzelnen durch den Gebrauch vergrößert und vervollkommnet wurden und wie weit die Umgestaltung der seismischen Empfindung in eine akustische durch ihn bewirkt, das Hören also allmählich „gelernt" wurde, entzieht sich der Beurteilung. Erst als diese Stufe erreicht war, entwickelte sich die Stimme, die bewußte Lautäußerung aus ursprünglich nicht beabsichtigten, in der Körpermechanik begründeten Geräuschen (Bewegung der Flügel bei Locustiden, der Beine bei Acridiern und Wasserwanzen). Viele Schmetterlinge hören in beiden Geschlechtern, geben aber noch nicht Töne von sich, und mit Ausnahme der Bienenkönigin findet sich die absichtliche Tonerzeugung nur bei männlichen Insekten. Die ursprüngliche Stimme ist der Brunstton.

E. Methoden der phyletischen Differenzierung eines Organs.

Die Umwandlung von Tastzellen zu Chordotonalorganen und dieser zu Gehörapparaten sind verhältnismäßig einfache Vorgänge, so daß sie



geeignet sind, die morphologischen und physiologischen Methoden zu erkennen, deren sich die Natur bei der phyletischen Differenzierung bedient. Es kommen 4 morphologische und 3 physiologische Wege in Betracht. Auf ersterem Gebiet unterscheiden wir:

1) progressive oder regressive Veränderungen der vorhandenen Organe oder Organteile. Die progressiven zeigen sich in irgendeiner Vergrößerung, z. B. in der Verdickung des Endes der Achsenfaser zum Stiftkörper, in der Erweiterung einer Trachee zur Tracheenblase; die regressiven in einer Rückbildung, z. B. in dem Fortfall der Verbindung der Sinneszelle mit dem Chitin beim Uebergange des amphinematischen Organs in das mononematische oder in der Verdünnung einer subgenualen Chitinregion zu einem Trommelfell.

2) Neubildungen, z. B. Trommelfellkörperchen der Acridier, Trachealkörperchen der Grillen, Kolben der Wasserwanzen.

3) Lageveränderungen: z. B. die epitheliale Sinneszelle wandert unter die Haut.

4) Ausnutzungsprinzip, d. h. Verwertung benachbarter Organe oder Gewebe, die ursprünglich mit dem sich entwickelnden Organ gar nicht oder nur locker verbunden waren und funktionell nichts mit ihm zu tun hatten, z. B. Epithelzellen werden zu Kappenzellen, lockeres Bindegewebe wird zum straffen Aufhängeband des Chordotonalorgans, Tracheen schmiegen sich als Resonatoren an die Hörzellen.

1 und 2 sind oft nicht scharf zu sondern, denn jede progressive Veränderung kann einen solchen Grad erreichen oder so eigenartig sein, daß sie den Charakter einer Neubildung annimmt. Das zeigt sich auch in den Schwierigkeiten der theoretischen Erklärung. Der unentwegte Selektionist wird die Trommelfellkörperchen auf zufällige Mutation zurückführen, während der Lamarckist vermuten wird, daß die Epidermiszellen an den Anheftungsstellen der Hörzellen besonders stark durch die Schwingungen des Trommelfells gereizt wurden und daher hier einen Stielkörper (**143** *StK*) ausschieden oder sich zum Zapfenkörper (*zaK*) einstülpten.

Von physiologischen Prinzipien der phyletischen Differenzierung seien genannt:

1) die Funktionsverstärkung resp. -Rückbildung,

2) die Funktionserweiterung: z. B. die ursprüngliche Tastzelle wird für Erschütterungen besonders empfindlich, wobei die Tastempfindlichkeit nicht aufgehoben zu sein braucht bei einem dicht unter der Haut liegenden Chordotonalorgan,

3) der Funktionswechsel: z. B. die tief liegenden Chordotonalorgane haben eine rein seismische Funktion übernommen, während die dicht unter der Haut gelegenen an gewissen Stellen zu akustischen Apparaten wurden.

Kapitel VI.

Die stato-akustischen Organe der Wirbeltiere.

1. Morphologische Grundzüge des häutigen Labyrinths.

Mit Ausnahme des *Amphioxus* besitzen alle Wirbeltiere eine Statocyste, welche wegen ihres komplizierten Baus als häutiges Labyrinth



bezeichnet wird. Von den Amphibien an entwickelt sich an dem ventralen Abschnitte desselben ein Gehörorgan, während die ursprüngliche statische Funktion unverändert fortbesteht. Trotz dieser Funktionserweiterung tritt in den Grundzügen des Baus keine Aenderung ein, so daß das Organ vom Hai bis zum Menschen stets die gleiche unverkennbare Eigenart zeigt. Nur bei *Myxine* unter den Cyclostomen (**189**) ist es wesentlich einfacher, indem es auf primitiver Stufe stehen geblieben oder sekundär vereinfacht ist. Die Statocyste der Wirbeltiere läßt sich nicht zurückführen auf das gleiche Organ irgendeiner wirbellosen Gruppe, auch nicht auf den statischen Apparat der Ascidienlarven. Die Aehnlichkeit mit dem durch innere Vorsprünge komplizierten Organ der Tintenfische ist rein äußerlich. Wir müssen aus ihrer Lage und ihrem Bau den Schluß ziehen, daß die Statocyste der Präcranioten (**87** *St*) hervorgegangen ist aus einer zuerst freien Sinnes-

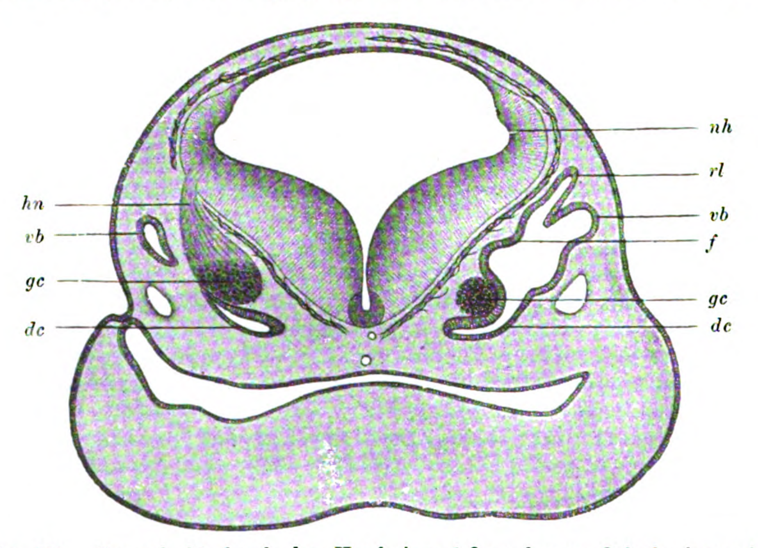


Fig. 154. Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schafembryos in der Gegend der Labyrinthblase. Nach BÖTTCHER. *dc* Ductus cochlearis, *f* Furche zwischen Utriculus und Sacculus, *gc* Ganglion cochleare, *hn* Hörnerv, *nh* Nachhirn, *rl* Ductus endolymphaticus, *vb* Vestibulum.

papille der dorsalen Laterallinie im dritten Kopfsegment, welche sich einstülpte, denn das Gehörorgan entsteht, wie die Statocyste der Wirbellosen, als eine ectodermale Blase, welche allmählich in die Tiefe der Haut wandert. Näheres hierüber unter VII dieses Kapitels. Fig. I, **475** *B*, *S.* 476 zeigt die erste Anlage in Gestalt einer freien verdickten „Hörplatte" (*Hl*) zu beiden Seiten des Hinterhirns. **154** läßt ein weiteres Stadium erkennen: der Einstülpungskanal, welcher gewöhnlich als Ductus endolymphaticus bezeichnet wird, hat sich neben dem Nachhirn von der Haut abgeschnürt, und die anfangs einheitliche Blase beginnt sich durch die Furche *f* in einen oberen „Utriculus" und einen unteren „Sacculus" zu sondern. Aus dieser Entstehungsweise wird es verständlich, daß der Einstülpungskanal bei Selachiern (**192—194**) dauernd offen bleibt, und daß bei den Cyclostomen die Trennung in jene zwei Abschnitte fehlt (*Myxine*, **189**) oder nur sehr unvollkommen

ist, indem der Sacculus sehr klein bleibt (*Petromyzon*). In der Regel wird angenommen, daß aus dem Einstülpungskanal ein langer, bis in den Schädelraum reichender Gang wird, der wohl als Reservoir für die Endolymphe dient und daher als Ductus endolymphaticus

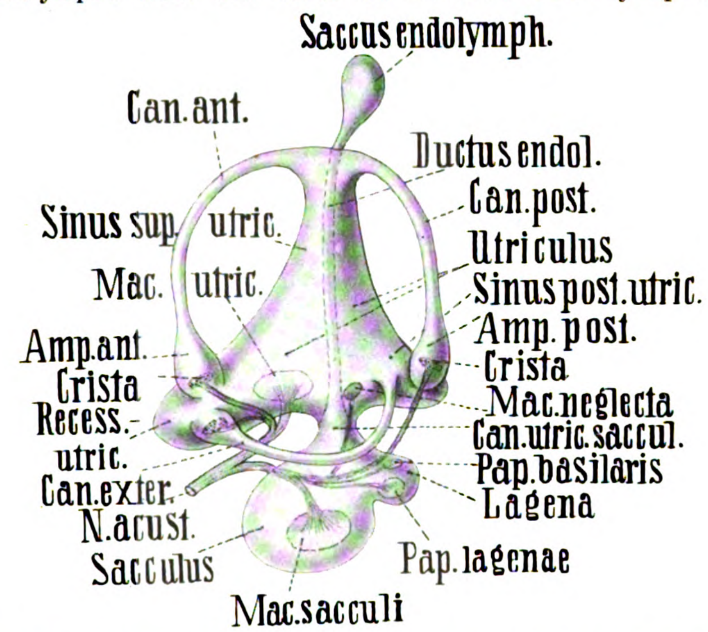


Fig. 155. Schema des Wirbeltierlabyrinths unter Zugrundelegung eines Urodelen. Orig. *Acust* Acusticus, *Amp* Ampulle, *Can.ant*, *exter*, *post* vorderer, äußerer, hinterer halbzirkelförmiger Kanal, *Can.utric. sacc* Verbindungskanal zwischen Utriculus und Sacculus, *Ductus endol.* Ductus endolymphaticus, *Mac* Macula, *Pap* Papilla, *Recess.utric.* Recessus utriculi, *Saccus endolymph.* Saccus endolymphaticus.

bezeichnet wird. Jener Kanal der Selachier wird dann als ein offen bleibender Ductus endolymphaticus angesehen, was um so mehr einleuchtet, als sie keinen bis in die Cranialhöhle vordringenden Gang besitzen. Ein solcher ist nicht nötig, weil alle überschüssige Endolymphe durch jenen Kanal abgeleitet werden kann. Neuere Untersuchungen (Wenig, Fineman u. a.) haben jedoch gezeigt, daß bei Mensch, Schwein, Kaninchen, Vögeln, Schildkröte, Amphibien (*Pelobates*, *Hynobius*), *Lepidosteus* und *Salmo* der Ductus mit dem Einstülpungskanal nichts zu tun hat, sondern als eine selbständige Bildung entsteht, indem eine Falte von der dorsomedialen Wand der Labyrinthblase nach unten vorwächst und so den Ductus abschnürt. Danach muß die Bezeichnung des Einstülpungskanals als Ductus endolymphaticus vermieden werden. Der Einstülpungskanal scheint fast immer vollständig zu verschwinden. Nur bei *Petromyzon* (**190** B, *e*) erhält er sich als ein kleines Gebilde neben dem „Dorsal-

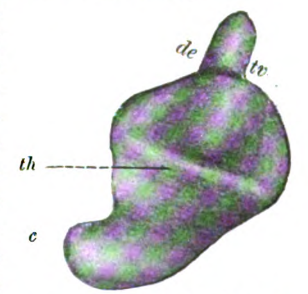


Fig. 156. Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 8 mm Länge. *c* Cochlea, *de* Ductus endolymphaticus, *tr*, *th* vordere, hintere Tasche.

gang", den ich als Homologon des Ductus ansehe. Nach gewissen Angaben geht etwas von dem Zellmaterial des Einstülpungskanals in den Ductus über, weil beide ungefähr derselben Region angehören, aber das genügt nicht zur Homologisierung. Im allgemeinen bildet sich der Ductus erst, nachdem die Verbindung des Labyrinths mit dem Ectoderm lange aufgehoben ist, bei *Salmo* 20 Tage später. Das schließt wohl eine Cänogenese aus.

Außer jener Gliederung in Utriculus und Sacculus sind 3 halbzirkelförmige Kanäle (Canales semicirculares), welche dem Utriculus

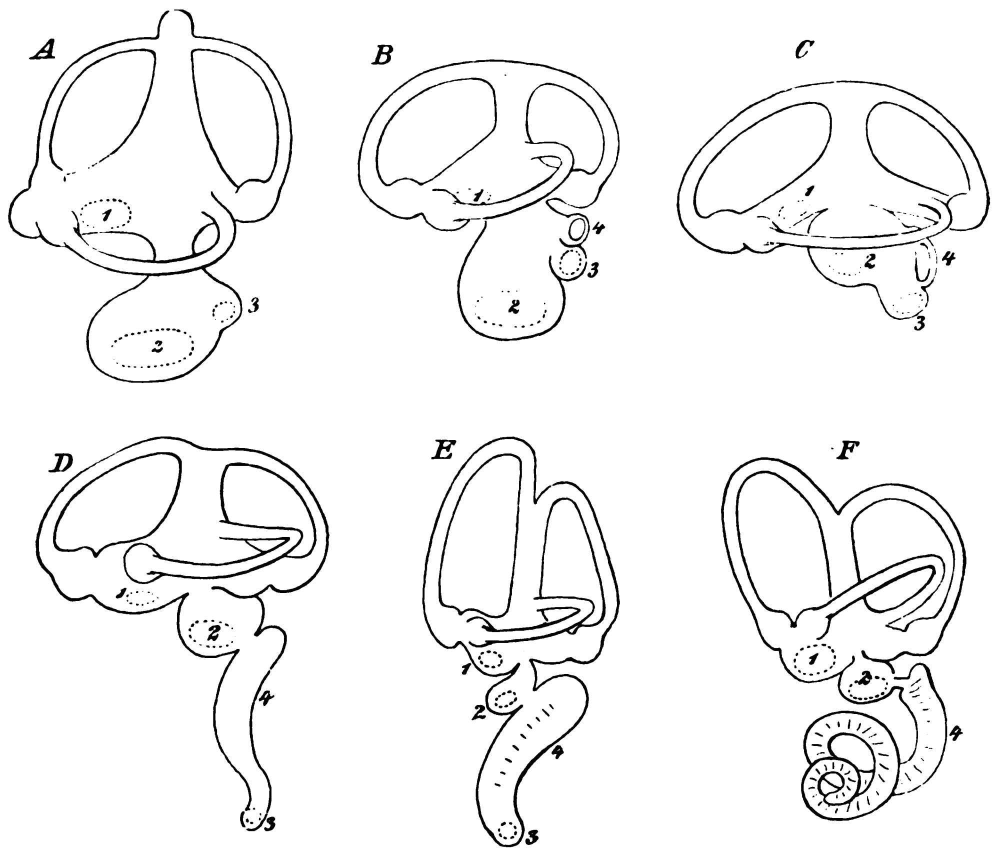


Fig. 157. Schemata des linken Labyrinths ohne Ductus endolymphaticus. A Knochenfisch, B Frosch, C Schildkröte, D Krokodil, E Vogel, F Säuger. *1* Macula utriculi, *2* Macula sacculi, *3* Papilla lagenae, *4* Papilla basilaris. Nach HESSE.

ansitzen und ungefähr nach den drei Raumebenen angeordnet sind (**155**) für alle Gnathostomen höchst charakteristisch. Sie werden als vorderer, hinterer und äußerer Bogengang unterschieden. Die beiden ersten stehen annähernd vertikal und bilden mit der Median(Sagittal)ebene je einen Winkel von ungefähr 45° (**227**). Der dritte Kanal liegt horizontal an der Außenseite des Organs. Der vordere Gang wird auch als der obere bezeichnet, weil er bei den meisten Wirbeltieren höher dorsalwärts emporsteigt (**157, 194, 200, 201, 206** A), der hintere als der untere, und der horizontale als der laterale. Jeder Bogengang beginnt an dem einen

Ende mit einer Erweiterung, der sog. Ampulle. Die vordere und die äußere Ampulle entspringen nebeneinander aus dem ventralen und vorderen Abschnitt des Utriculus, dem sog. Recessus utriculi,

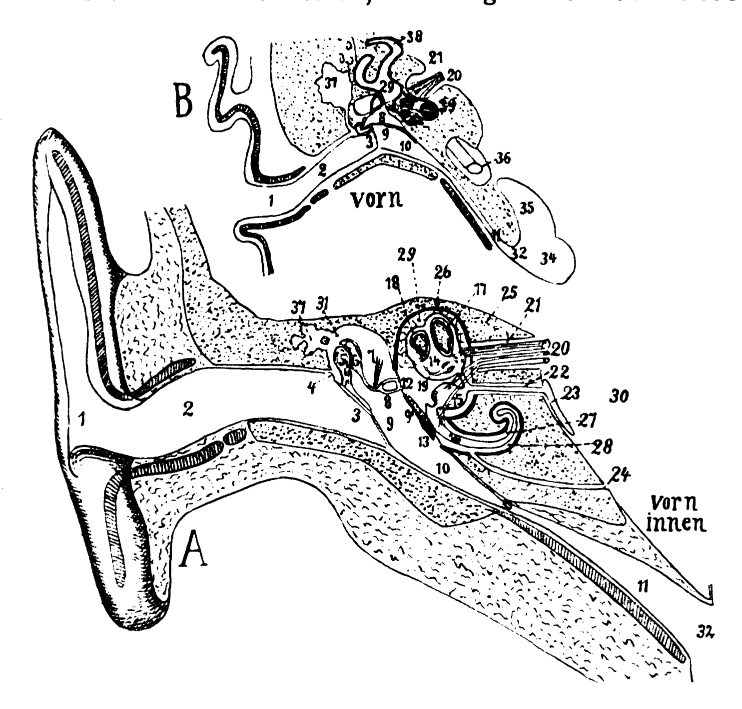


Fig. 158. A Schematischer Vertikalschnitt durch das rechte menschliche statoakustische Organ in der Ansicht von vorn und außen, ungefähr $^1/_1$. Verschiedene Teile sind auf eine Bildebene projiziert, und die Schnecke ist vereinfacht gezeichnet worden. Der Musc. tensor tympani ist weggelassen, weil er in der Knochenmasse über der Tuba Eustachii verläuft, etwa entsprechend den Ziffern *9*, *13*, *10*. Das Os tympanicum verwächst sehr früh mit der umgebenden Knochenmasse und ist daher nicht angedeutet. Knorpel gestrichelt, Knochen punktiert. *1* Ohrmuschel, *2* äußerer Gehörgang, *3* Trommelfell (Tympanum), *4* Pars flaccida des Trommelfells, *5* Hammer (Malleus), *6* Amboß (Incus), *7* Musc. stapedius, *8* Steigbügel (Stapes), *9* Mittelohr, Paukenhöhle (Cavum tympani), *9'* mediale Wand des knöchernen Labyrinths (Promontorium), *10* knöcherner Teil der Tuba Eustachii, *11* knorpeliger Teil derselben, *12* Cisterna vestibuli, links daneben Fenestra vestibuli (ovalis) mit der Steigbügelplatte, *13* Fenestra cochleae (rotunda) mit der Membr. tympani secundaria, *14* Utriculus, *15* Sacculus, *16* Schnecke (Cochlea), *17* oberer, vorderer Bogengang, *18* unterer, hinterer Bogengang, *19* horizontaler, äußerer Bogengang, *20* Nervus statoacusticus mit 3 Hauptästen, *21* Knochenkanal (innerer Gehörgang) für den Nerven, der Kanal wird innen von einer Knochenmembran verschlossen, welche von den Aesten des Nerven und den Labyrinthgefäßen durchsetzt wird, *22* Knochenkanal des Aquaeductus vestibuli mit dem Ductus endolymphaticus, *23* Saccus endolymphaticus, *24* Aquaeductus cochleae, Zu- und Abflußkanal der Perilymphe, *25* Felsenbein, Os petrosum, *26* Wand des knöchernen Labyrinths, *27* Scala vestibuli, *28* Scala tympani, *29* Vestibulum, Hohlraum des knöchernen Labyrinths abzüglich der beiden Skalen, *30* Schädelhöhle, *31* Recessus epitympanicus, oberer Kuppelraum der Paukenhöhle. Orig. in Anlehnung an eine Figur von Schwalbe.

B Horizontalschnitt durch das rechte Ohr (äußerer Gehörgang und knöchernes Labyrinth) von oben gesehen, $^2/_3$ nat. Gr., nach Toldt. *34* Choane, *35* Recessus pharyngeus, *36* Arteria carotis interna, *37* Antrum mastoideum s. tympanicum (Knochenhöhle, welche in die Cellulae des Warzenfortsatzes führt), *38* hinterer knöcherner Bogengang. Andere Zahlen wie in A. Zwischen *8* und *9* verläuft vom Hammer aus der Musc. tensor tympani nach vorn.

während der vordere und der hintere Kanal mit ihren schmalen Enden in den dorsalen Abschnitt, den Sinus superior utriculi einmünden. Die Region, aus welcher die hintere Ampulle entspringt, wird als Sinus posterior utriculi bezeichnet. Etwas vor derselben mündet das schmale Ende des äußeren Ganges in den Utriculus ein. Diese Oeffnung rückt zuweilen (**197, 198**) etwas dorsalwärts, in die Nähe des Sinus superior. Die Bogengänge sind ursprünglich niedrig: Cyclostomen (**190, 191**), Ganoiden, manche Knochenfische, Dipnoer, Amphibien (**157** B), Schildkröten (**157** C); sie haben aber in jeder phyletischen Reihe die Neigung immer höher zu werden, und bilden dann schließlich schlanke hohe Bogen, so bei Selachiern (**193, 194**), vielen Teleosteern (**195**), Krokodilen (**200**), Vögeln (**201**), den meisten Säugern (**206**). In den beiden letzten Klassen (**157** E, F), aber auch bei Rochen (**194**) steigt besonders der vordere Kanal stark nach oben empor. Diese Verhältnisse werden wiederum aus der Entwicklungsgeschichte verständlich. Der vordere und der hintere Kanal entstehen als eine gemeinsame, in einer Ebene liegende Tasche (**156** *tv*), während der horizontale Gang senkrecht dazu als eine mehr nach außen liegende Tasche (*th*) sich anlegt. Die Wände der Taschen verkleben und werden resorbiert an denjenigen Stellen, welche später durchbrochen sind, und so muß zwischen dem vorderen und hinteren Kanal jener gemeinsame Sinus zurückbleiben. Bei den Cyclostomen (**189—191**) bleiben diese beiden Bogengänge dauernd in derselben Ebene liegen, während sie bei allen übrigen Wirbeltieren durch Zurückweichen des Sinus superior sich rechtwinklig zueinader stellen. Die äußere Tasche entsteht später als die andere und wird bei Cyclostomen, wie es scheint, nicht angelegt. Bei allen Wirbeltieren finden wir am Sacculus eine Ausstülpung, welche bei den niederen Wirbeltieren klein ist und dann als Lagena bezeichnet wird, während sie bei den höheren Formen zu der sehr viel größeren Schnecke (*Cochlea*) auswächst. Bei Krokodilen, Vögeln und Monotremen (**157** D, E und **205**) ist diese leicht gebogen, während sie bei den übrigen Säugern (F) sich spiralig aufwindet. In demselben Maße, wie sich die Schnecke vergrößert, verkleinert sich der Sacculus; bei den Säugern schnüren sich beide Teile voneinander ab und stehen nur durch einen engen Canalis reuniens in Verbindung. Der Ductus endolymphaticus reicht bis in den Schädelraum hinein und bildet hier meist einen abgeplatteten Saccus endolymphaticus, welcher den Gehirnhäuten anliegt und wohl zur Aufnahme verbrauchter Endolymphe, abgestoßener Epithelzellen u. dgl. dient. Er entspringt immer auf der medialen Seite des Labyrinths, dort, wo Utriculus und Sacculus zusammenhängen. Diese Stelle ist bei Fischen und Amphibien meist eine weite Oeffnung, während sie von den Reptilien an sich häufig zu einen Canalis utriculo-saccularis verengt. Indem der Ductus endolymphaticus der Säuger (**158**, *22*) aus diesem Kanal entspringt, macht es den Eindruck, als ob er sich unten gabele und mit seinen beiden Gabelästen Utriculus und Sacculus verbände. Sobald eine Cochlea vorhanden ist, werden alle übrigen Teile des Labyrinths als Vestibularapparat zusammengefaßt. Es hängt dies mit der scharfen Funktionsscheidung zusammen: die Schnecke ist das akustische Organ, während die vestibularen Teile (Utriculus, Sacculus, Bogengänge) nur statische oder tonische Funktionen haben.

Die **sensibelen Endstellen** entwickeln sich aus einer gemeinsamen Anlage, indem auf einem sehr frühen Stadium das einschichtige Epithel



der Blase sich an der medialen Wand verdickt und mehrreihig (I, S. 81) wird. Von dieser Stelle spalten sich allmählich Teile ab und bilden ursprünglich — bei Selachiern, Teleosteern und Urodelen — 7 (bzw. 8) Endstellen, nämlich in den 3 Ampullen je eine kammförmige Crista, im Utriculus eine große flachgewölbte Macula utriculi und eine kleine Macula neglecta (doppelt bei einigen Ganoiden, Knochenfischen und Gymnophionen, von denen die eine in den Sacculus hineinrückt), endlich im Sacculus eine große Macula sacculi und eine knopfförmige Papilla lagenae (**155**). Bei Salamandrinen, Cöciliern, Anuren, Reptilien, Vögeln und Monotremen finden wir 8 Endstellen (bzw. 9 bei doppelter M. neglecta), indem sich von der Papilla lagenae noch eine kleine Papilla basilaris (**157**, C–E bei *4*) abgespalten hat. Bei den übrigen Säugern (**206** C) tritt umgekehrt eine Reduktion auf 6 ein, indem die Macula neglecta — mit Ausnahme von *Echidna* und Maulwurf (Alexander); Reste von ihr sind auch bei Mensch, Hund, Katze, Meerschwein nachweisbar — und die Papilla lagenae verschwinden, und sich an Stelle der letzteren die Papilla basilaris außerordentlich vergrößert und zum Gehörorgan der Schnecke (Papilla

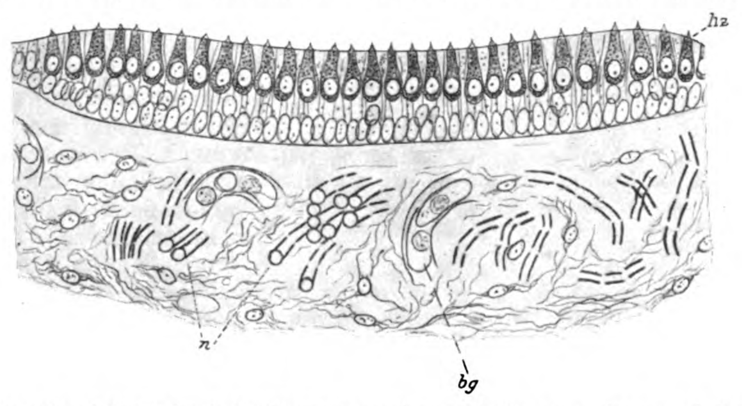


Fig. 159. Schnitt durch die Macula sacculi von *Proteus anguineus* nach Retzius. *hz* Haar(Sinnes)zellen, *bg* Blutgefäß, *n* Nervenfasern.

acustica oder Cortisches Organ) entwickelt. Das ganze Labyrinth wird von dem VIII. Gehirnnerven, dem Statoacusticus, versorgt (**155**). Dieser spaltet sich in einen vorderen Ast für die Macula utriculi und die vordere und die äußere Ampulle, und in einen hinteren, welcher an die hintere Ampulle, die Macula neglecta und den Sacculus, einschließlich der Lagena, herantritt; er gibt auch einen Ast an die Papilla basilaris. Wenn nun diese letztere bei den Säugern zur Schnecke auswächst, wird die Innervierung noch etwas komplizierter, indem der Basilarnerv sehr dick wird und als dritter Hauptnerv erscheint. Der Acusticus spaltet sich dann an seiner Wurzel in einen Nervus vestibularis (**206** C, A, *ra*), welcher sich wieder in einen vorderen R. utricularis und einen hinteren R. saccularis gabelt, und in einen N. cochlearis (*ac*). Der letztere versorgt die Schnecke, wobei er unter dem Cortischen Organ ein spiralig gewundenes Ganglion cochleare (spirale) bildet, dessen austretende Fasern die Gehörzellen umspinnen. Wie aus **154** ersichtlich ist, legt sich dieses Ganglion schon sehr früh an. Der N. vestibularis entspricht

daher allein dem Acusticus der übrigen Wirbeltiere, während der N. cochlearis eine Weiterentwicklung des Ramus basilaris darstellt. Ganz scharf ist übrigens die Sonderung nicht, denn ein kleiner Seitenzweig geht vom Utricularis zur Mac. sacculi und ein anderer vom Saccularis zum R. cochlearis (**206** C, Ram. Voit u. *).

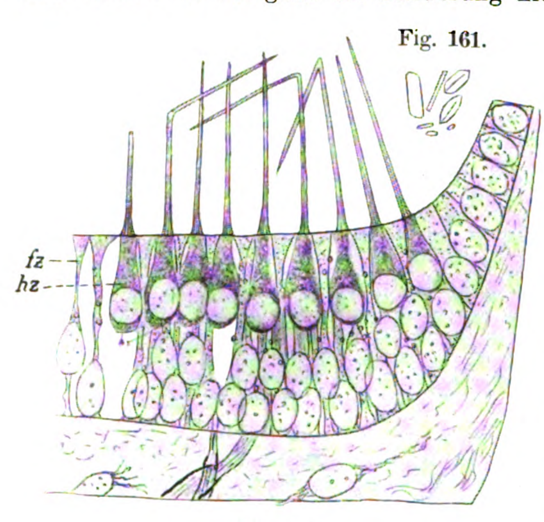


Fig. **160.** Schnitt durch die Crista der vorderen Ampulle von *Proteus anguineus* nach Retzius. *fz* Fadenzelle, *hz* Haarzelle. Fig. **161.** Kristalle aus der Statolithenmasse des Sacculus von *Proteus* nach Retzius, stark vergrößert.

Der Hohlraum des Labyrinths ist von einer Flüssigkeit erfüllt, der sog. Endolymphe, welche wahrscheinlich von den höher differenziierten Zellen des Labyrinthepithels ausgeschieden wird. Bei den Gruppen, welche eine Schnecke besitzen, kommt wohl hauptsächlich das Epithel der sog. Stria vascularis (**165** *v*) in Betracht, welches von Blutgefäßen stark durchsetzt wird. Das Epithel des Labyrinths ist im allgemeinen niedrig und trägt Geißeln. Nur an den sensiblen Endstellen erhöht es sich bedeutend. Abgesehen von dem Cortischen Organ der Säuger, welches ungewöhnlich kompliziert ist, zeigen alle diese Stellen eine ähnliche histologische Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Zellen, aus kurzen flaschenförmigen, härchentragenden Sinneszellen und aus schmalen, viel längeren Stützzellen (**160**). Die Kerne der letzteren liegen in zwei oder mehr Reihen unter den Sinneszellen (**159**). Dieses Epithel wird überlagert von einer gallertigen Deckschicht cuticularer Natur, in welche die Sinneshaare unter Aufsplitterung hineinragen. Entsprechend ihrer verschiedenen physiologischen Bedeutung zerfallen die Endstellen in 3 Gruppen, in die zur Wahrnehmung von Drehungen dienenden Cristae der Am-

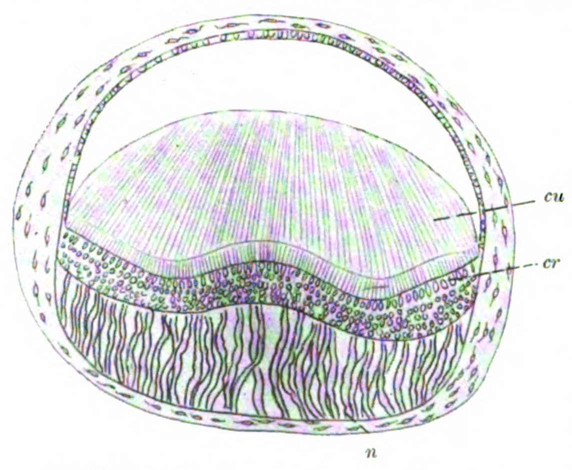


Fig. **162.** Crista der vorderen Ampulle von *Rana esculenta* nach Retzius. *cu* Cupula, *cr* Crista, *n* Nervenfasern.

pullen, in die für die Raumorientierung bestimmten, von Kalkkonkrementen überlagerten „Statolithen-Organe“ (Macula utriculi, Mac. sacculi, Mac. neglecta, Papilla lagenae) und in die mit einer festeren cuticularen „Deckmembran“ ausgerüstete Papilla basilaris, welche von einer bestimmten Stufe ab zum Hören dient.

Die stets auf der Außenwand der Ampullen sitzenden Cristae werden bedeckt von einer kegelförmigen, gewölbten oder zylindrischen Gallertmasse, welche von den Stützzellen ausgeschieden wird, und in welche die langen büschelförmigen Haare der Sinneszellen hineinragen. Die Haare splittern viele netzartig verbundene Seitenästchen ab, so daß ein Fasergerüst entsteht, welches durch den Turgor der Gallerte gestützt wird. Diese eigentümliche Bildung (**162**, **163**), welche $^2/_3$ des Lumens der Ampulle erfüllen kann, wird als Cupula terminalis bezeichnet. Ein in den Präparaten dicht über dem Epithel zuweilen vorhandener Spalt ist als Schrumpfung zu deuten, da er bei lebenden Schleien nicht beobachtet wurde, auch bei guter Fixierung fehlt. Häufig zeigen sich hier in den Präparaten ausgefällte Eiweißkugeln. An den 3 Maculae (utriculi, sacculi, neglecta) und an der Papilla lagenae findet sich ein ganz ähnlicher, sog. Statolithenapparat: eine scheibenförmige, aus Faserwerk und Gallerte aufgebaute Cupula, welcher eine Schicht von Kalkkonkrementen aufliegt (**161**, **164**). Indem diese sich verschieben, üben sie einen mechanischen Reiz auf die Fasern und damit auf die Zellen aus. Die distalen Enden der Fasern schließen sich zu einer porösen Membran zusammen, in deren Löchern die untersten Konkremente liegen. Bei den meisten Wirbeltieren treten diese Reizkörper als ein Brei („Gehörsand“) von Kriställchen und Körnern (**161**) auf, die nur einige μ groß sind und eine Art Scheibe („Otolithenmembran“) bilden. Sie bestehen aus $CaCo^3$ (Arragonit) mit Beimengungen von phosphorsaurer Magnesia. Nur bei den Fischen zeigt sich die Tendenz zu festeren Statolithen: bei den Selachii zerbröckeln sie noch leicht, während die Teleostei harte, konzentrisch geschichtete Statolithen besitzen, welche jährlich um eine Lage sich vergrößern und daher zu Altersbestimmungen benutzt werden

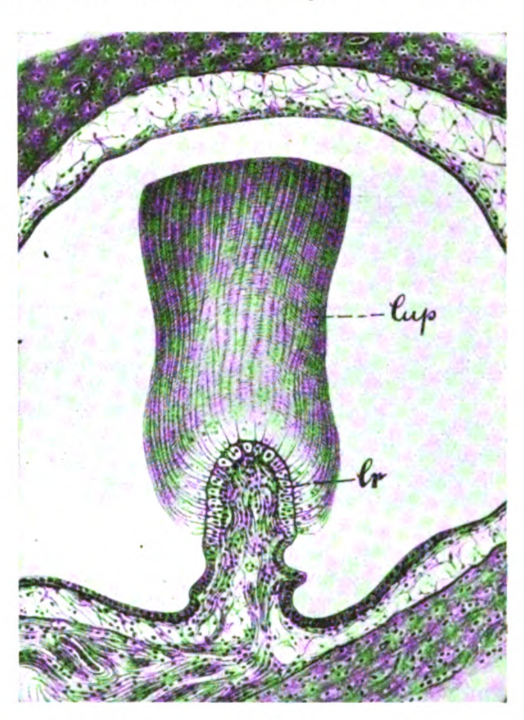


Fig. 163. Cupula terminalis aus der Ampulle des unteren vertikalen Bogenganges des Meerschweinchens. Durch verlangsamte Fixierung erscheint die Cupula (*Cup*) auf der Crista (*Cr*) acustica zu sehr gedehnt und daher zu lang. Nach WITTMAACK.

können (**195**). Da die Säuger die Mac. neglecta und Papilla lagenae verloren haben, so besitzen sie den Kalkbrei nur an den beiden anderen Maculae.

Als besonders veränderungsfähig erweist sich die **Macula neglecta** aus nicht näher bekannten Gründen. Ontogenetisch geht sie bei *Hynobius* (Urodel) und beim *Gecko* aus dem Neuroepithel des Sacculus durch Abspaltung hervor. Man muß daher ihre Lage im Sacculus bei Haien, Rochen und Amphibien als die ursprüngliche ansehen. Bei Petromyzon rückt sie in die Basis des Dorsalganges (**191**) hinein, wenn meine Deutung richtig ist. Nach STIBBE geht sie ontogenetisch bei Amnioten aus der Macula utriculi hervor, bei Anamniern aus der Macula sacculi. Bei den Anuren (**176, 196**) treffen wir sie in einer kleinen Aussackung am oberen Ende des Sacculus neben dem Ductus endolymphaticus und dem Foramen utriculosacculare. Sie trägt hier wie auch bei Onychodactylus unter den Urodelen eine Membrana tectoria, dürfte also zum Hören dienen. Vielfach dehnt sich dieses Epithel bis in den Boden des Utriculus aus, so daß dann die Mac. neglecta am Boden des letzteren liegt (Fische, Reptilien, Vögel und einige Säuger [*Echidna*, *Talpa*]). Dabei kann ein Zerfall in zwei Endstellen eintreten. Bei manchen Teleostei liegen sie beide dicht nebeneinander am Boden des Utriculus, während bei Cöciliern und beim Gecko eine im Utriculus und eine am Eingang des Sacculus sich befindet. Beim Menschen, namentlich bei Kindern und Embryonen, ferner auch bei Hunden, Katzen und Meerschweinchen, kommt ein hoher Epithelwulst im Utriculus neben der hinteren Ampulle vor. Da Nerven und Sinneszellen fehlen, wird er als eine rudimentäre Mac. neglecta gedeutet; in ganz seltenen Fällen kommen in ihm noch Sinneszellen und Statolithen vor.

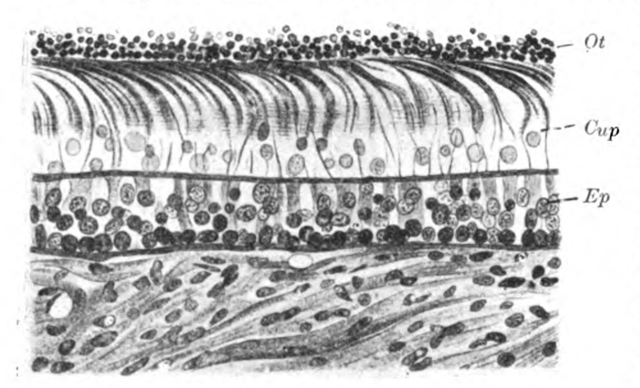


Fig. 164. Schnitt durch die Macula sacculi der Katze nach Vorspülung vom Gefäßsystem aus mit destilliertem Wasser, wodurch die Cupula (*Cup*) stark entfaltet ist. *Ep* Sinnesepithel, *Ot* Otolithenmembran. Nach WITTMAACK.

Die **Papilla basilaris** tritt mit Sicherheit zuerst bei den Urodelen und Anuren (**157** B) auf und entwickelt sich dann bei Krokodilen (D), Vögeln (E), Säugern (F) weiter zum CORTIschen Organ. Es ist aber sehr gut möglich, daß ihr schon die Macula incerta von Petromyzon (**191**) homolog ist. Von den Anuren an dient sie zum Hören. Morphologisch ist diese Endstelle dadurch ausgezeichnet, daß sich eine cuticulare Deckmembran (Membrana tectoria) über die Hörzellen hinüber legt (**165** *mt*). Ueber den feineren Bau des CORTIschen Organs siehe S. 177. Die Nerven, welche an diese Endstellen herantreten, verlieren ihre Markscheide, ehe sie in das Epithel eindringen (**160**). Sie setzen sich zwischen den Stützzellen zu den Sinneszellen hin fort und um-

spinnen sie im Zentrum der Maculae und der Cristae korbartig, während sie am Rande mit freien Endknöpfchen zwischen den Sinneszellen aufhören sollen. Wie dieser Unterschied physiologisch zu deuten ist, ist noch nicht bekannt. Stets handelt es sich in diesen Endorganen um sekundäre Sinneszellen. Die Ganglienzellen des Ganglion spirale und vestibulare sind bipolar und besitzen als besondere Eigentümlichkeit eine Markhülle.

II. Labyrinthkapsel, Schnecke und CORTIsches Organ.

Indem das aus dem Ectoderm hervorgegangene Labyrinth während der Ontogenie in die Tiefe wandert, kommt es in diejenigen mesodermalen Gewebe hinein, welche den knorpligen oder knöchernen Schädel aufbauen. Es entsteht hier eine feste Schutzkapsel um das Organ, welche dessen Umrisse in allen wesentlichen Zügen wiederholt. An diesem knorpligen oder von den Knochenfischen an knöchernen Labyrinth sind daher alle Abschnitte des häutigen Labyrinths: Utriculus, Sacculus, Lagena bzw. Cochlea, Bogengänge und Ampullen zu unterscheiden (**158**, *26*). Die Substanz des knöchernen Labyrinths ist fester als das umgebende Knochengewebe und läßt sich daher aus diesem herauspräparieren. Der den Ductus endolymphaticus umschließende knöcherne Kanal wird Aquaeductus vestibuli (bei *22*) genannt, weil der Raum des knöchernen Labyrinths in dem Utriculus und Sacculus liegen, als Vestibulum (Vorraum) bezeichnet wird. Der Ausdruck Vestibulum wird aber inkorrekterweise nicht selten auch für das häutige Labyrinth niederer Wirbeltiere gebraucht. Der zwischen den beiden Labyrinthen befindliche Raum wird von Flüssigkeit (Perilymphe) erfüllt, welche aus der Schädelhöhle stammt, und von Bindegewebszügen, Blutgefäßen und Nerven durchzogen wird, die zugleich das häutige Labyrinth in seiner Lage halten. Diese bindegewebigen Fasern sind bei Säugern im oberen Teile des perilymphatischen Raums, also um die Bogengänge und den Utriculus herum, sehr dicht angeordnet, während sie vor dem ovalen Fenster (**158** bei *12*, Cisterna vestibuli) und in den Scalen (*27*, *28*) fast fehlen, so daß die Perilymphe hier ungehemmt dem Drucke des Steigbügels folgen kann. Bei Amphibien und Sauropsiden bleibt eine kanalartige Bahn, der Ductus perilymphaticus (**176** *D. per*) fast frei von Bindegewebe. Die Perilymphe der Säuger kann wegen des vorgelagerten Saccus endolymphaticus (*23*) durch den Aquaeductus vestibuli mit der Schädelhöhle nur unbedeutend kommunizieren; hierfür dient ein zweiter, meist weiterer Kanal, der Aquaeductus cochleae (bei *24*), welcher am Anfang der Schnecke abgeht. Durch ihn findet der Druckausgleich zwischen Peri- und Endolymphe statt, indem Lymphe aus der Schädelhöhle zu- oder abfließt. Etwas von dieser Flüssigkeit mag auch auf osmotischem Wege in den Saccus endolymphaticus übertreten. Die Labyrinthkapsel ist bei Fischen noch vielfach unvollständig und zeigt gegen die Schädelhöhle zu membranöse Fensterbildungen. Bei den Knochenfischen beteiligen sich an ihr zwei Ersatzknochen (Pro- und Opisthoticum), zu denen noch andere Knochen hinzukommen können. Von den Reptilien an rücken diese Knochen noch mehr in die Tiefe und bilden eine gegen die Schädelhöhle vorspringende feste Kapsel, welche an zwei Stellen, den sog. Fenstern, durch dünne von der Paukenhöhlenschleimhaut gebildete Membranen verschlossen wird. An die

obere Membran in dem sog. ovalen Fenster (Fenestra ovalis s. vestibuli) legt sich das innere Ende des Gehörknöchelchens (Columella), bzw. bei Säugern, wo drei solche Gebilde vorhanden sind, das innere Ende des Steigbügels (bei *12*). Die untere Membran liegt in dem runden Fenster (Fenestra rotunda oder triquetra oder cochleae) und wird Membrana tympani secundaria genannt. Beide Membranen funktionieren zusammen und dienen zum Ausgleich des perilymphatischen Drucks: sobald die Membran des ovalen Fensters durch das Gehörknöchelchen nach innen gedrückt wird, pflanzt sich der Druck in der Perilymphe fort und preßt die Membran des runden Fensters nach außen. Letztere geht umgekehrt nach innen, wenn sich das Knöchelchen nach außen bewegt und eine saugende Wirkung ausübt. Die Fenestra ovalis findet sich schon bei allen Amphibien (**176**, **188** B, D, *Operc.*), während die Fenestra rotunda erst mit der Ausbildung einer Schnecke bei Reptilien auftritt. Sobald sich die Lagena zur Cochlea vergrößert hat, tritt sie in innige Beziehung zu ihrer knöchernen Umhüllung, was von größter physiologischer Bedeutung ist. Bei Krokodilen und Vögeln entstehen dann die folgenden aus **165** ersichtlichen Verhältnisse. Die häutige Schnecke verwächst in ganzer Länge an zwei gegenüberliegenden Linien mit der knöchernen Kapsel, wodurch der Boden der Schnecke, die sog. Basilarmembran (*mb*, vom Alligator) straff gespannt wird. Diese Membran aber trägt das eigentliche Hörepithel, das sog. Cortische Organ (C). Der perilymphatische Raum der knöchernen Schnecke zerfällt durch jene Verwachsung in zwei voneinander getrennte Kanäle, in die untere Paukentreppe, Scala tympani (*st*) und in die obere Vorhofstreppe, Scala vestibuli (*sv*). Nur an ihrem distalen Ende gehen beide Kanäle durch das sog. Helicotrema ineinander über, indem hier jene Verwachsung fehlt. Die Bezeichnung der beiden Scalae erklärt sich daraus (vgl. **158**), daß die untere Scala (*28*) sich nicht in das Vestibulum öffnet, sondern durch das Foramen rotundum (*13*) nur in Beziehung zum Cavum tympani tritt, während die obere Scala (*27*) mit dem Vestibulum (d. i. der Raum, in dem Utriculus und Sacculus liegen) kommuniziert. Ein Querschnitt durch die Schnecke zeigt daher immer drei Räume, jene beiden Scalen und zwischen ihnen den Kanal der häutigen Schnecke, welcher Ductus cochlearis genannt wird. Diesem liegt an seiner inneren konkaven Seite das vom Nervus cochlearis gebildete große Ganglion (**165** *rb*) an, von dem aus die Fasern

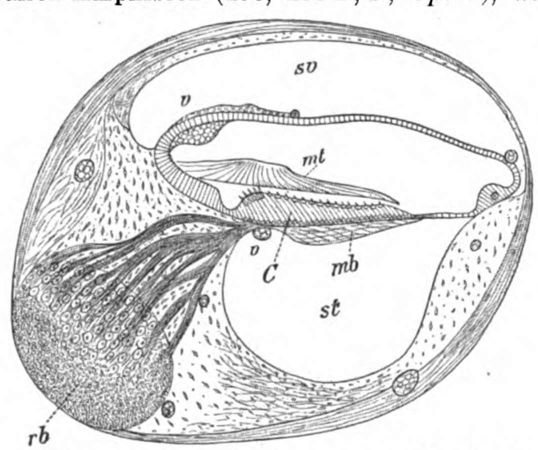


Fig. 165. Querschnitt durch die Schnecke des Alligators nach Retzius. *C* Cortisches Organ, *mt* Membrana tectoria, durch schlechte Konservierung von *C* abgerissen, *rb* Ramus basilaris acustici, Schneckennerv mit Ganglion, *st* Scala tympani, *sv* Scala vestibuli, *v* Blutgefäße, welche das Epithel durchsetzen und die sog. Stria vascularis bilden.

gegen das CORTIsche Organ ausstrahlen. Der feinere Bau desselben wird uns weiter unten beschäftigen. Hier sei nur noch hervorgehoben, daß sich über das sensible Epithel eine cuticulare Membran (Membrana tectoria, *mt*) hinüberlegt, von der meist angenommen wird, daß sie zur Dämpfung dient, während ich sie für die eigentliche Uebertrāgerin der Reize auf die Hörzellen halte (s. weiter unten). Aus **165** geht auch hervor, daß die knöcherne Schnecke an ihrer inneren den Nerven umschließenden Seite eine kegelförmige Erhöhung bildet, welche der häutigen Cochlea eine breite Verwachsungsfläche bietet.

Bei den Säugetieren mit mehrfach gewundener Schnecke werden die Verhältnisse etwas komplizierter als bei den Krokodilen und Vögeln,

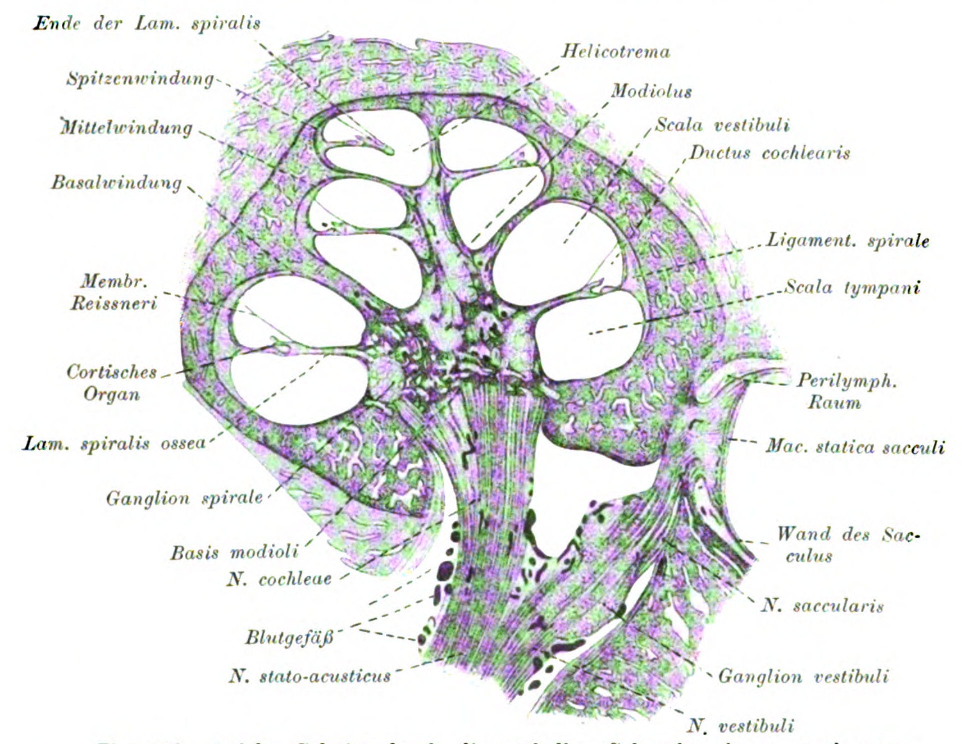


Fig. 166. Axialer Schnitt durch die entkalkte Schnecke eines neugeborenen Kindes, nach TOLDT. Vergr. $^{13}/_{1}$.

ohne sich im Prinzip zu ändern. Fig. **166** zeigt einen Schnitt durch die Schnecke des Menschen, welche $2^1/_2$ Windungen beschreibt, so daß eine basale, eine mittlere und eine Spitzenwindung unterschieden werden können. An der Spitze der Schnecke gehen die beiden Scalae ineinander über (Helicotrema). In der Spindelachse (Modiolus) der knöchernen Schnecke findet sich ein Kanal, in dem der Nervus cochlearis verläuft. Diese Achse trägt eine spiralige knöcherne Lamelle (Lamina spiralis ossea), welche nach außen in die querfaserige Basilarmembran mit dem sensibelen CORTIschen Organ übergeht. Diese Lamelle wird begleitet von dem Ganglion cochleare s. spirale, von dem eine Menge Nerven zum Endorgan ausstrahlen. Die Basilar-

membran wird auch wohl als Lamina spiralis membranacea bezeichnet. Sie ist beim neugeborenen Menschen nach Retzius an der Basalwindung 0,45 mm breit, in der mittleren Windung 0,77 und am oberen Ende 0,80; sie nimmt also fast um das Doppelte nach oben an Breite zu, was auch für die hier eingelagerten Querfasern gilt und

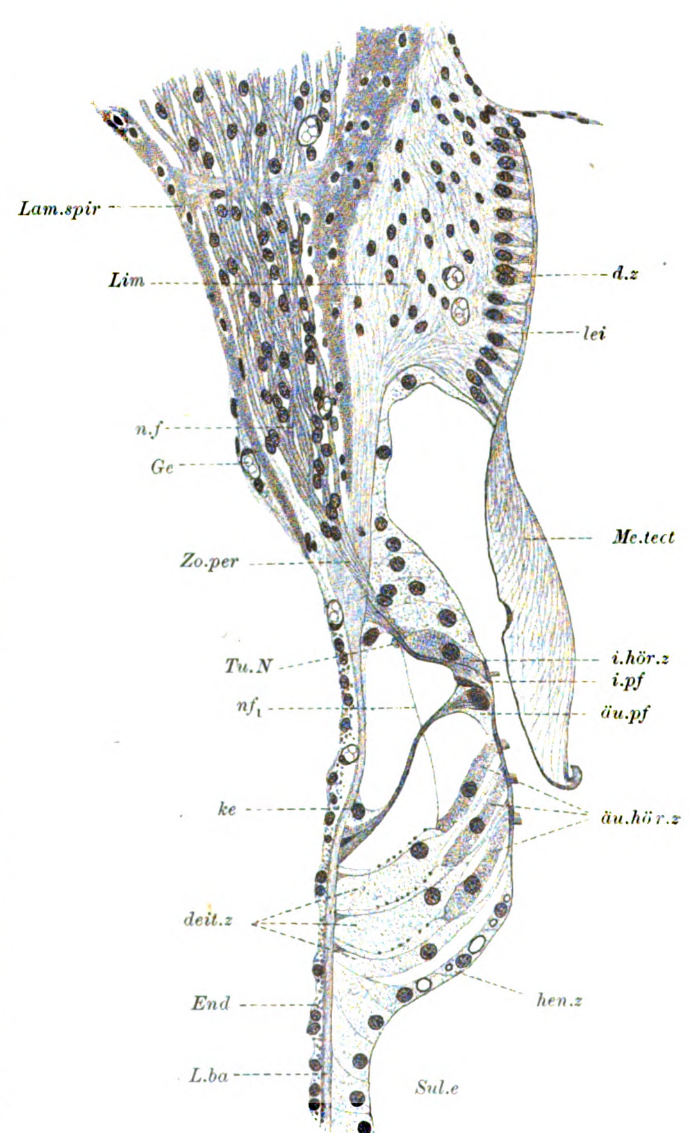


Fig. 167. Cortisches Organ des Meerschweinchens nach Schneider. *deit.z* Deiterssche Zellen, *d.z* Deckzellen des Limbus spiralis (*Lim*), zwischen den Zahnleisten (*lei*) gelegen, *End* Endothel der Scala tympani, *Ge* Gefäß, *hen.z* Hensensche Zellen, *i* und *äu.hör.z* innere und äußere Hörzellen, *i* und *äu.pf* innere und äußere Pfeilerzellen, *Ke* Kern der äußeren Pfeilerzelle, *L.ba* Basalmembran, *Lam.spir* Lamina spiralis ossea, *Me.tect* Membrana tectoria, *n.f* Nervenfasern mit Markscheiden, welche nach Verlust derselben durch die Zona perforata (*Zo.per*) in das Cortische Organ eindringen, nf_1 radiale Nervenfasern, welche zu den äußeren Hörzellen laufen, *Sul.i* Sulcus internus, *Sul.e* Sulcus externus, *Tu.N* Tunnelnerv. Die Membrana tectoria hat sich infolge ungenügender Konservierung von den Sinnezellen abgehoben.

in physiologischer Hinsicht wahrscheinlich von höchster Bedeutung ist, weil dadurch Resonatoren verschiedener Tonhöhen geschaffen werden. Diejenige Wand des Ductus cochlearis, welche an die Scala vestibuli angrenzt, wird Membrana vestibularis s. Reissneri genannt.

Die nach außen gekehrte dritte Seite der häutigen Schnecke besteht aus dem schon erwähnten blutgefäßreichen Epithel (Stria vascularis), dem eine dicke Bindegewebsmasse (Ligamentum spirale) aufliegt, welche zum Periost der Knochenmasse gehört.

Der **feinere Bau des CORTIschen Organs** (Papilla acustica s. spiralis) wird durch die Fig. **167—171** veranschaulicht. Während bei den Krokodilen (**165**) und Vögeln das Hörepithel dieselbe Zusammensetzung zeigt wie eine Macula und nur durch die darüber liegende und fest mit ihm verbundene Membrana tectoria einen besonderen Charakter annimmt, wird bei den Säugern dieses Epithel viel komplizierter. Auf **167** sieht man links den hohen Limbus spiralis (*Lim*), welcher auf der knöchernen, von Nervenfasern (*nf*) durchsetzten Lamina spiralis ossea (*Lam. spir.*) aufsitzt. Die Oberfläche des Limbus zeigt zahlreiche parallele Furchen mit dazwischen liegenden Erhebungen, die eine oberflächliche Aehnlichkeit mit Schneidezähnen haben und daher von HUSCHKE sehr unpassend Gehörzähne

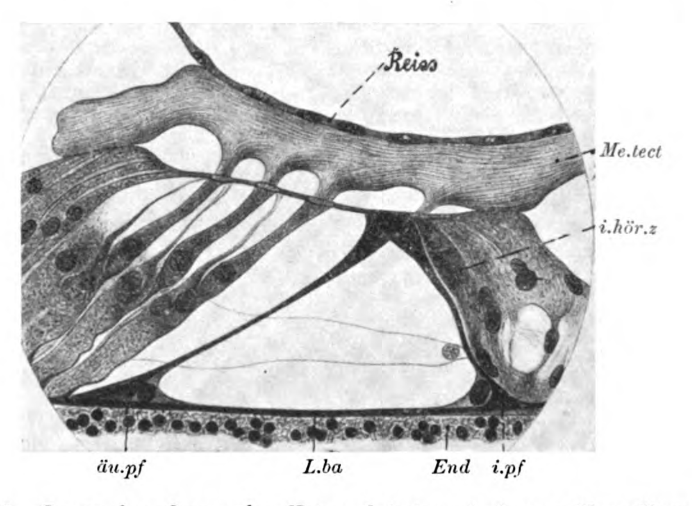


Fig. 168. CORTIsches Organ der Katze, fixiert nach kurzer Vorspülung mit Rohrzuckerlösung, wodurch Wasser aus der Membrana tectoria ausgezogen und diese ebenso wie die REISSNERsche Membran (*Reiss*) etwas eingesunken ist. Die Verbindung der Hörhaare mit der Membran hat sich aber sehr deutlich erhalten. Bezeichnungen wie in Fig. **167**. Nach WITTMAACK.

(**171** A) genannt worden sind. Das Epithel der Furchen sondert Flüssigkeit ab, welche in die Membrana tectoria eindringt. Das dichte fibrilläre Bindegewebe, aus dem dieser Wulst besteht, schiebt sich in Form paralleler Leisten (*lei*) zwischen die hohen Epithelzellen (*dz*). Dieses Bindegewebe setzt sich nach außen fort in die Fasern der Basilarmembran (*L.ba*). Auf dieser erhebt sich zwischen einer inneren und einer äußeren Rinne (Sulcus internus und externus [*Sul.i* und *Sul.e*]) von niedrigen Epithelzellen das Hörorgan (von dem Italiener Graf ALFONSO CORTI [1822—76], einem Schüler KOELLIKERS, 1851 entdeckt) in Form eines Wulstes, welcher überdeckt wird von der aus parallelen cuticularen Fasern und einer gallertigen Zwischensubstanz aufgebauten

Cortischen Membran (Membrana tectoria [*Me.tect.*]). Diese liegt bei ihrer Entstehung den Epithelzellen des Limbusrandes der inneren Rinne und des Cortischen Organs dicht auf, so daß sie durch Abscheidungen derselben verstärkt wird (**170**, von einem ganz jungen Kaninchen). Sie ist in der Mitte, wo sich die hohen Zellen des sog. großen Wulstes (*gW*) befinden, am stärksten. Später hebt sich die Membran an vielen Stellen von ihren Bildungszellen ab, bleibt aber mit ihnen verbunden (**168**), und der große Wulst verflacht sich zur inneren Rinne. Die Membran ist mit ihrer dünnen Basis über dieser Rinne federnd aufgehängt und kann daher leicht durch die Endolymphe in Schwingungen versetzt werden (**167**). Die Haare der Hörzellen ragen dauernd in die Membran hinein. Dadurch können die Schwingungen der Membran einen Reiz auf die Sinneszellen ausüben. Die ältere Ansicht (**165, 167**), daß die Haare sich kurze Zeit nach der Geburt aus der Membran lösen und diese dann frei über dem Cortischen Organ schwebt, stützt sich auf ungenügend fixierte Präparate. Nach außen vom großen Wulst

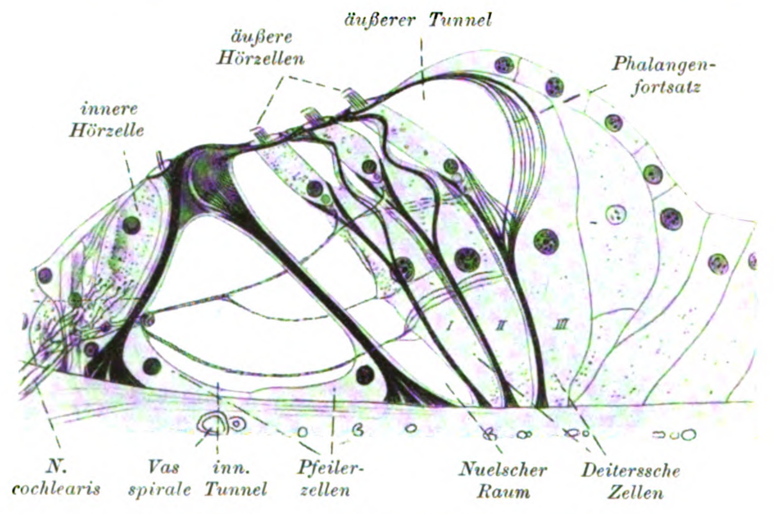


Fig. 169. Cortisches Organ des Meerschweinchens nach Held.

liegt beim Embryo der niedrigere kleine Wulst (**170** *Kw*), aus dem die eine Reihe der „inneren Hörzellen“ (*ih*), die drei Reihen der „äußeren Hörzellen“ (*ah*), und zwischen ihnen die zwei „Pfeilerzellen“ (*pz*) hervorgehen. Beim Menschen und den Anthropoiden finden sich in der Spitzenwindung 4—5 Reihen äußerer Hörzellen; bei anderen Säugern tritt nur selten eine 4. Reihe auf. Die Pfeilerzellen sind anfangs zwei hohe, dicht nebeneinander liegende kegelförmige Zellen. Später weichen sie auseinander und erzeugen zwischen sich einen breiten Intercellularraum, den sog. Tunnel (**169**), durch den die Nervenfasern und die ernährende Endolymphe zu den äußeren Hörzellen gelangen. Ihr Plasma wandelt sich im Innern zu einer fibrillären Stützmasse um, welche oben und unten kegelartig anschwillt. Ausnahmsweise wird eine dritte Pfeilerzelle in der Mitte des Tunnels beobachtet (Schwein, Mensch). Zu jeder Hörzelle gehört eine sehr eigen-

tümliche Stützzelle (DEITERSsche Zelle). Sie sind unten breit, oben sehr schmal und laufen mit einer bisquitartigen Endplatte zwischen den Hörzellen aus (**3**B). Sie enthalten im Innern eine faserige Stützmasse (**169**), welche sich oben gabelt und die Basis der Hörzelle umfaßt, während ein Seitenast, die sog. „Endphalange“, die Spitze umgreift. So wird

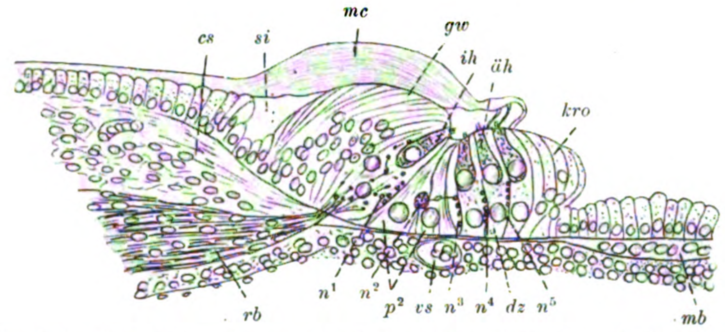


Fig. 170. CORTIsches Organ eines 2 Tage alten Kaninchens (mittlere Windung) nach RETZIUS. *cs* Limbus spiralis, *dz* DEITERSsche Zellen, *gw*, *kw* großer, kleiner Wulst, *ih*, *ah* innere, äußere Hörzellen, *mc* CORTIsche Membran, n^1-n^5 Nerven. *pf* Pfeilerzellen, *rb* Ramus basilaris Nervi acustici, *si* Sulcus internus, *vs* Blutgefäß,

die Sinneszelle oben und unten von ihrer Stützzelle ausgespannt gehalten, während sie im übrigen frei von der ernährenden Endolymphe umspült wird. Die kurzen Haare stehen auf den inneren Zellen je in einer Reihe, auf den äußeren in Hufeisenform (**171**), wodurch die Flächenbilder ein sehr charakteristisches Aussehen erlangen. Die Zahl

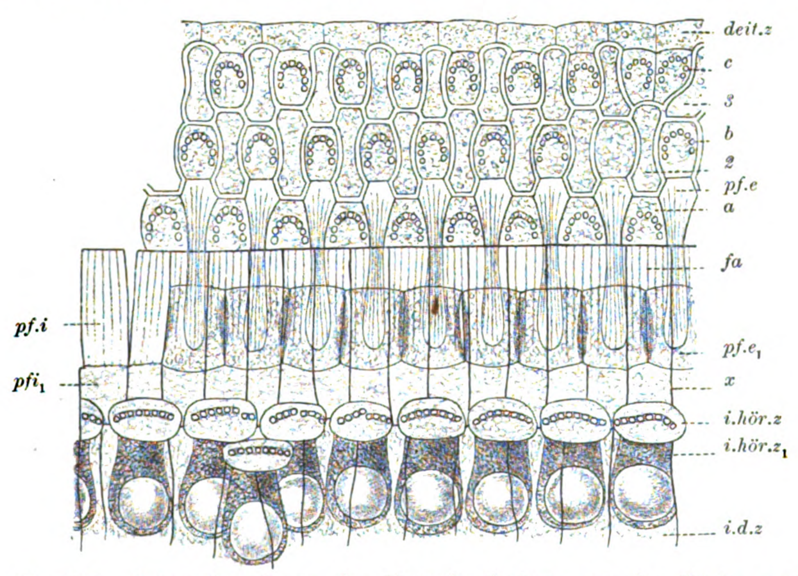


Fig. 171. CORTIsches Organ des Meerschweinchens von der Fläche gesehen nach RETZIUS. *a*, *b*, *c* die 3 Reihen der äußeren Hörzellen. Dazwischen *2*, *3* die Endplatten der DEITERSschen Zellen. $pf.e_1$, $pf.i_1$ die Endplatten der Pfeilerzellen. *x* Kontur derselben, *i.d.z* innere Deckzelle, *i.hör.z* Endflächen der inneren Hörzellen, $i.hör.z_1$ Zellkörper derselben, *deit.z* äußere DEITERSsche Zellen.

der Haare auf jeder Hörzelle ist besonders groß bei Anthropoiden und Menschen, etwas geringer bei Affen, und abermals geringer bei Insektivoren, Carnivoren u. a. Die inneren Hörzellen haben körniges Protoplasma, die äußeren hingegen sind fast ganz von einer hellen, fast strukturlosen Masse erfüllt. Physiologische Unterschiede zwischen ihnen sind anzunehmen, aber nicht bekannt. Die bindegewebigen Fasern in der Basilar- oder Grundmembran sind unter dem Tunnel nicht scharf gesondert und sehr zart. Sie bilden die sog. Zona arcuata (171 A). Weiter nach außen, vom Fuße der äußeren Pfeilerzellen an, laufen dickere Fasern dicht nebeneinander in paralleler Anordnung bis zum Ligamentum spirale und bilden die sog. Zona pectinata. Sie verbreitern sich in demselben Maße wie die Membrana basilaris gegen die Spitze der Schnecke und wurden daher von HELMHOLTZ als Resonatoren gedeutet (s. weiter unten). Ueber ihre Zahl im menschlichen Gehörorgan gehen die Angaben weit auseinander (HENSEN 13400, RETZIUS 24000, NUEL 54000). Diese Zahlen würden für die Hörbreite des Menschen genügen. Aber andere Beobachtungen sprechen gegen eine Schwingungsfähigkeit: so findet sich beim Schwein an der Basis der Schnecke kein schwingungsfähiges, sondern verknöchertes Gewebe, und auch bei Lemuren ist das Gewebe unter der Grundmembran so dick, daß man nicht an Schwingungen denken kann. Es scheint sich also dieses System

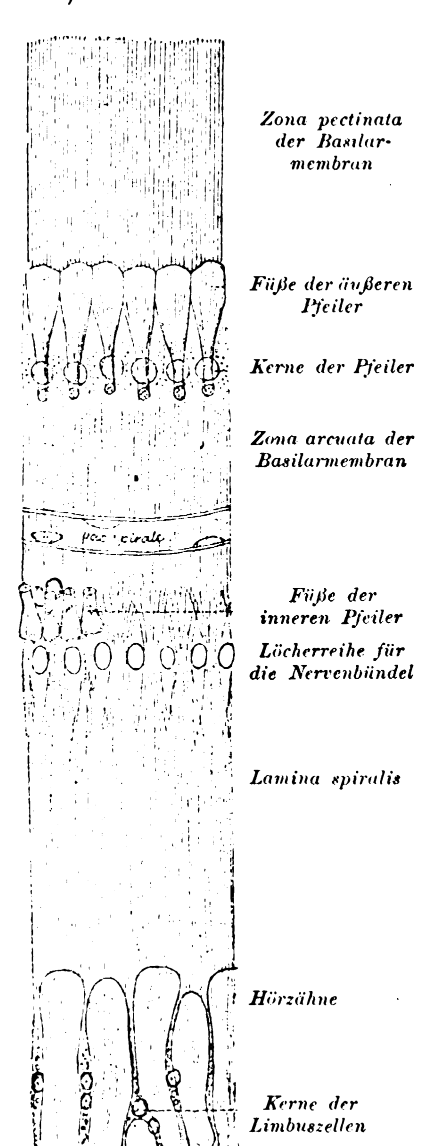


Fig. 171 A. Basilarmembran und Limbus des CORTIschen Organs des Menschen, von oben gesehen, nach RETZIUS.

von Resonatoren erst allmählich innerhalb der Säuger entwickelt zu haben, während die Membrana tectoria schon von den Präsauriern ererbt wurde. Die Länge des CORTIschen Organs beträgt beim erwachsenen Menschen nach HENSEN ca. 33,5 mm; seine Breite an der Wurzel 0,057, am Ende der ersten Windung 0,13, am Hamulus 0,19 mm; seine Höhe 0,06—0,09 mm.

III. Der schalleitende Apparat der Landwirbeltiere.

Wie aus Fig. 552, I, S. 581, und 63 in diesem Buche ersichtlich ist, liegt bei Selachiern und den meisten Ganoiden der Spritzlochkanal dicht neben und vor dem Labyrinth und zieht von der Rachenhöhle bis zu der Rückenfläche des Kopfes, wo er hinter dem Auge ausmündet (86 *sp*, 174). Er stellt die erste, zwischen Kieferbogen und Zungenbeinbogen gelegene Kiementasche dar und entsteht vom Entoderm des Rachens aus. Er bildet zuweilen bei Rochen eine Ausbuchtung gegen das Labyrinth zu, ohne sonst zu diesem in Beziehung zu treten. Bei den Teleostei wird er nur embryonal angelegt und verschwindet später. Von den Amphibien an entwickelt sich aus ihm ein schalleitender Apparat: der Kanal erweitert sich zur Paukenhöhle (Cavum tympani), welche sich eng an den perilymphatischen Raum des Sacculus anlegt, und seine äußere Mündung an der Seite des Kopfes wird durch eine dünne Membran, das Trommelfell (Tympanum), verschlossen. Dieses weist drei Schichten auf: außen die Epidermis, innen das Epithel der Paukenhöhle und zwischen beiden Bindegewebe und zuweilen etwas glatte Muskulatur. Man kann annehmen, daß das Trommelfell dadurch entstand, daß die erste Schlundtasche (Spritzlochkanal) beim Uebergang zum Lande nicht mehr nach außen durchbrach, sondern nur bis zur Berührung mit der Haut auswuchs. Solche verschlossene Kiemenspalten werden auch sonst oft beobachtet. Die „Verschlußplatte“ verdünnte sich dann zum Tympanum. Die durch die Schallwellen erzeugten Schwingungen des Trommelfells werden durch ein oder mehrere Gehörknöchelchen auf die Perilymphe übertragen und durch diese bis zu den Hörzellen weitergeleitet. Die pharyngeale Oeffnung der Paukenhöhle ist ursprünglich weit: Anuren (176), *Sphenodon* (177), manche Saurier (178), Schildkröten (180), verengt sich aber bei Krokodilen (182), Vögeln (184) und Säugern zu einer Röhre, der Ohrtrompete (Tuba Eustachii, 158, bei *10, 11*). Bei Vögeln und Säugern kommt noch ein äußerer Gehörgang (Meatus auditorius externus, bei *2*) hinzu, indem das Trommelfell in die Tiefe rückt. Endlich besitzen die meisten Säuger als weiteren Hilfsapparat eine äußere Ohrmuschel (Auricula) zum Auffangen der Schallwellen. Auf der höchsten Stufe zerfällt das ganze Organ dann in drei Abschnitte, in das innere Ohr (Labyrinth = Vestibularapparat + Cochlea), in das Mittelohr (Paukenhöhle, Tube, Gehörknöchelchen, Trommelfell) und in das äußere Ohr (Gehörgang und Muschel). Die Bezeichnung Mittelohr wird auch häufig bei Fröschen und Reptilien ohne äußeren Gehörgang angewendet, obwohl sie da nicht ganz korrekt ist. Dieser ganze Apparat ist vom höchsten vergleichend-anatomischen und phylogenetischen Interesse und zeigt, daß durch Funktionswechsel Organe, welche ursprünglich eine völlig andere physiologische Bedeutung hatten, in den Dienst einer neuen Aufgabe treten können, denn der mit einer Kieme versehene und zur Atmung bestimmte Spritzlochkanal wird zu einem akustischen Hilfsapparat. Bei Fröschen erinnert noch eine Tatsache an die frühere respiratorische Funktion der Paukenhöhle, nämlich die Ausbreitung eines Seitenastes der stark venösen Arteria cutanea in ihrer Wandung. Besonders interessant ist die phyletische Entstehung der Gehörknöchelchen, welche sich weniger aus der Ontogenie als aus der vergleichenden Anatomie erschließen läßt. Die Columella der Amphibien und Sauropsiden geht in der Hauptsache aus



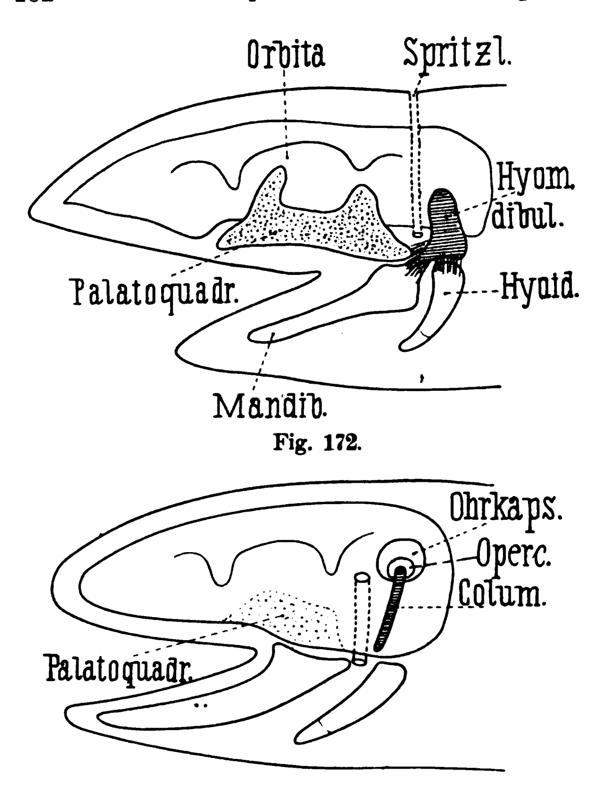


Fig. 172.

Fig. 173.

dem oberen Stück des Zungenbeinbogens, dem Hyomandibulare, hervor, welches bei Säugern als Steigbügel vorliegt. Der Hammer und der Amboß der letzteren entstehen aus dem Gelenkende des Unterkiefers (Articulare) und demjenigen des Oberkiefers (Quadratum). Wir hören also mit denjenigen Skelettelementen, welche ursprünglich als Kiefergelenk zum Kauen dienten! Ein größerer Umschwung in den Leistungen ist kaum denkbar. Die Vorstufen der Gehörknöchelchen lagen außerhalb der ersten Kiemenspalte und müssen daher erst allmählich in diesen

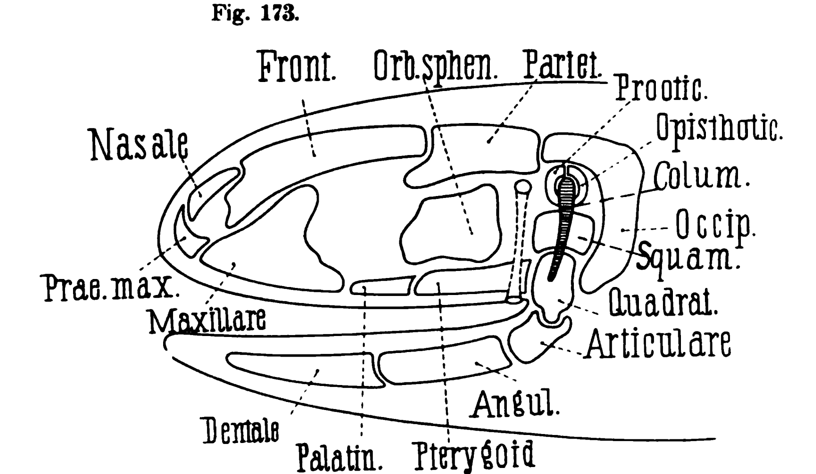


Fig. 174.

Fig. 172, 173, 174. Phyletische Entwicklung des schalleitenden Apparates. Fig. 172 Hai, Fig. 173 Urtetrapod mit Knorpelcranium und mit Autostylie, d. h. der Unterkiefer gelenkt direkt am Schädel, weil das Palatoquadratum mit diesem verwachsen ist. So bei Cyclostomen, *Chimaera*, *Dipnoi*. Das Hyomandibulare wird unter starker Verkleinerung zur Columella. Wenn die Verknöcherung beginnt (174), so entsteht aus dem Palatoquadratum vorn das Palatinum und das Pterygoid, hinten das Quadratum. Orig.

Kanal eingewandert sein. So erklärt es sich, daß die Ossicula von den Epithelien der Paukenhöhle umkleidet werden. Rückbildungen zeigen sich namentlich bei Gruppen, welche viel im Wasser oder dicht am Boden und in der Erde leben. So verlieren die Urodelen, Cöcilier und Pelobatiden unter den Amphibien und die Amphisbänen und Schlangen unter den Reptilien die Paukenhöhle und das Trommelfell, während die Columella sich erhält. Da der Boden die Schallwellen besser als die Luft leitet, so können sie auf den der Erde angeschmiegten Kopf und weiter auf das Quadratum und die Columella übertreten. Näheres hierüber weiter unten. Sehr charakteristisch ist die Beziehung der Paukenhöhle zum N. facialis. Er gibt nicht nur vom R. palatinus Zweige an sie, sondern er zieht im Canalis Fallopii durch die Wand des knöchernen Labyrinths hindurch und gibt dabei von den Reptilien an einen Seitennerven ab, welcher Chorda tympani heißt, weil er dicht am Trommelfell vorbei durch die Paukenhöhle zieht (**188**). Er verbindet sich weiter vorn mit dem R. lingualis trigemini (vgl. I, S. 586). Der schalleitende Apparat tritt uns in vier verschiedenen Zuständen bei Urodelen, Anuren, Sauropsiden und Säugern entgegen.

Ehe wir hierauf näher eingehen, sei die **phyletische Entstehung des schalleitenden Apparats** in den Grundzügen geschildert. Wie das Labyrinth der Wirbeltiere in allen wesentlichen Punkten bei den verschiedenen Klassen übereinstimmt und daher als eine monophyletische Bildung beurteilt werden muß, so gilt dies auch für den schalleitenden Apparat der Tetrapoden. Gehen wir von diesem Gesichtspunkt aus, so können wir seine phyletische Wurzel bis zu den ältesten Selachiern (fossile Pleuracanthiden, recente Notidaniden) zurückverfolgen. Bei diesen ist der Oberkiefer (Palatoquadratum) durch Bandmasse am Schädel befestigt und trägt mit dem Quadratende den Unterkiefer. Der zweite Bogen mit seinem oberen Stück (Hyomandibulare) und seinem unteren (Hyoid) ist ein echter Kiemenbogen, ohne Stützfunktion für den Unterkiefer und nur dazu bestimmt, die Kieme der ersten Kiemenspalte zu stützen. Auf diesem Zustande werden auch die Präselachier gestanden haben. Es setzte nun eine Entwicklung nach zwei verschiedenen Richtungen (s. Stammbaum I, S. 573 zu den Fischen und zu den Dipnoi-Amphibien) ein, denen aber beiden gemeinsam war, daß die starke Entfaltung des Gebisses eine Rückbildung der ersten Spalte zum kurzen dorsalen „Spritzloch" und eine stärkere Unterstützung des Unterkiefers durch Umwandlung des Hyomandibulare zum Kieferträger (**172**) veranlaßte. Beide Richtungen verhielten sich aber dadurch entgegengesetzt, daß das Palatoquadratum bei den Fischen (**172**) nicht mit dem Knorpelcranium verwächst, sondern namentlich bei Rochen und Stören sehr selbständig bleibt, so daß das Hyomandibulare immer als Kieferträger dient, während bei den Dipnoi und Tetrapoden (**173**) — durch Homoiologie auch bei Holocephalen — das Palatoquadratum mit dem Schädel verwächst. Bei dieser „Autostylie" wird dann der Unterkiefer vom Schädel getragen. Als die Verknöcherung des Schädels (**174**) einsetzte, gingen aus dem Palatoquadratum drei Knochen hervor, nämlich von vorn nach hinten das Palatinum, das Pterygoid und das Quadratum, von denen das letztere bei allen Amphibien und Sauropsiden durch einen Gelenkkopf mit der Pfanne des Unterkiefers artikuliert. Indem sich das Quadratum als Träger des Unterkiefers entwickelte, wurde das Hyomandibulare entlastet und konnte unter beträchtlicher

Größenreduktion zur Columella werden, die sich an ein aus der Labyrinthkapsel hervorgegangenes knorpeliges Operculum anlegte. Von diesem Stadium (**174**) aus erfolgte die phyletische Entwicklung nach der Richtung, daß der Spritzlochkanal sich bei den salamanderartigen landbewohnenden Urtetrapoden und den von ihnen abstammenden Anuren zur Paukenhöhle erweiterte und die Columella in sich aufnahm. Der hierdurch erzielte Vorteil liegt auf der Hand, indem die Columella in einer Höhle leichter schwingen konnte als in der früheren Lage innerhalb des subdermalen Gewebes. Indem dann die Berührungsstelle der Paukenhöhle mit der Haut sich verdünnte, entstand das Trommelfell. Durch Abspaltung von der Papilla lagenae ging die Papilla basilaris als die sensibele Endstelle des ersten Gehörorgans hervor.

Gegen diese hypothetische Ableitung sind verschiedene Bedenken geäußert worden, auf die im folgenden näher eingegangen werden soll.

Urodelen und Cöcilier. Die Verhältnisse bei diesen Ordnungen sind nicht leicht zu beurteilen, weil die Paukenhöhle mitsamt dem Trommelfell fehlt, und es zunächst zweifelhaft ist, ob hierin ein primärer oder ein durch Rückbildung entstandener sekundärer Zustand zu sehen ist. Ich erblicke hierin ein rückgebildetes Merkmal, denn die verschiedensten anatomischen Verhältnisse der Urodelen (Beine, Lungen) und Cöcilier lassen sich nur verstehen unter der Annahme, daß die Salamander früher Landbewohner waren und später mehr oder weniger ins Wasser zurückgewandert sind, wobei manche Arten und Familien neotenisch d. h. als kiementragende Larven geschlechtsreif wurden. Der schalleitende Apparat bildet sich bis auf die Columella zurück, weil der Gehörgang für das Wasserleben bedeutungslos ist. Bei den Cöciliern mag hierbei nicht nur das Wasserleben, sondern auch das Wühlen im und am Boden mitgewirkt haben, wie bei Schlangen und Amphisbänen, denn dabei kann das dünne Trommelfell sehr leicht durchbohrt werden, was zur Verschmutzung und Entzündung des Kanals führen würde. Die sehr verschieden ausgebildete Columella ist hervorgegangen aus dem Hyomandibulare, wenngleich ein klarer ontogenetischer Beweis noch aussteht. Hierfür spricht, daß sie bei *Ichthyophis* bis zum Quadratum reicht und mit ihm artikuliert; bei *Amphiuma, Amblystoma, Necturus, Spelerpes, Desmognathus, Salamandra* u. a. setzt sie sich als knorpeliger oder knöcherner Stab ebenfalls bis zum Quadratum fort (**188** B), während sie bei *Triton, Diemictylus, Siren* verkümmert und durch einen zum Quadratum ziehenden Bindegewebsstrang ersetzt ist (**175**, **188** C). Ferner läßt sich embryonal bei Cöciliern

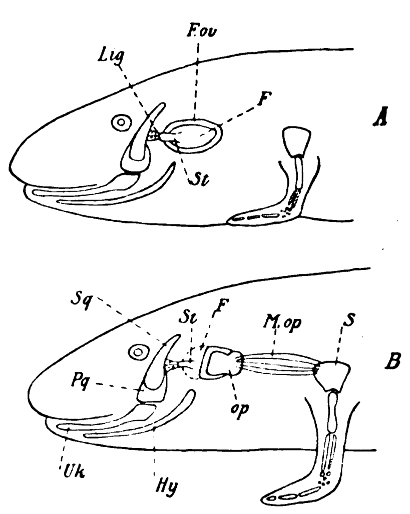


Fig. 175. Schema der Gehörknöchelchen der Urodelen nach Kingsbury und Reed. A Larve, B erwachsen. *F* Fußplatte der Columella, *F.ov* Fenestra ovalis, *Hy* Hyoid, *Lig* Ligament, *M.op* Musculus opercularis, *op* Operculum, *Pq* Palatoquadratum, *S* Scapula, *Sq* Squamosum, *St* Stilus (Columella).

(*Hypogeophis*) und weniger deutlich bei einigen Urodelen ein vorknorpeliger Zusammenhang der Columella mit dem Hyoid erkennen. Diese häufige Verbindung der Columella mit dem Quadratum und zuweilen auch mit dem Hyoid läßt zusammen mit der Lage hinter dem Spritzlochkanal, der bei Larven vorübergehend auftritt, keine andere Deutung zu, als daß die Columella dem Hyomandibulare, also dem oberen Stück des zweiten Schlundbogens homolog ist. Andernfalls bleibt es unverständlich, was aus diesem geworden ist. Die Columella besteht meist aus zwei Abschnitten, einer in der vorderen Hälfte des ovalen Fensters sitzenden kleinen Fußscheibe (**175** B, *F*) und einem gegen das Quadratum gerichteten stabförmigen Plectrum (auch Stilus genannt), die kontinuierlich zusammenhängen. Hinter der Fußscheibe liegt im Fenster eine große Knorpelplatte, das Operculum, welches durch Bindegewebe beweglich im Fensterrahmen hängt und aus der Ohrkapsel hervorgeht, also nicht zur Columella gehört. Es fehlt noch den Larven (**175** A). Zwischen ihm und der Scapula spannt sich ein Muskel (*M. op.*) aus, der ein Teil des Levator scapulae ist. Columella und Operculum sind ursprünglich knorpelig, wie noch jetzt bei *Amphiuma*. Bei vielen Urodelen wird das eine oder das andere Stück knöchern, bis endlich bei *Necturus*, *Siredon* u. a. beide verknöchern. Unter den Cöciliern ist *Ichthyophis* dadurch beachtenswert, daß das innere Ende der Columella von einer Arterie durchbohrt wird, was an die Steigbügelarterie der Säuger erinnert. Neuere Untersuchungen (Reed) haben gezeigt, daß bei den Urodelen zwei Gruppen unterschieden werden können, die beide erkennen lassen, wie durch Anpassung an das Landleben die Columella sich rückbildet und dafür der Opercularmuskel die Bodenerschütterungen zum Labyrinth leitet. Es entwickelt sich also bei den Urodelen eine eigenartige, nur ihnen zukommende Reizleitung. Bei der einen Gruppe (*Cryptobranchus*, *Amblystoma*, *Salamandra*, *Triton*, *Siren*) bleiben Columella und Operculum getrennt (**175** B, **188** C), und die Fußscheibe der ersteren verwächst mit der Labyrinthkapsel. Dies ist wohl der ursprüngliche Zustand. Das Operculum verschließt allein das Fenster und steht durch den Opercularmuskel mit dem Schulterblatt in Verbindung, so daß Bodenerschütterungen vom Vorderbein zum Labrinth geleitet werden können. Man kann hierin eine Anpassung an die semiterrestrische Lebensweise der Urtetrapoden sehen. Solange die Extremitäten beim Uebergange vom Wasser zum Lande noch flossenartig waren, lag der Kopf der Unterlage vielfach auf, und während dieser überwiegend aquatilen Periode wurden die Erschütterungen vom Quadratum durch die Columella auf die Lagena übertragen. Das Plectrum ist also ein Wasserorgan und daher bei *Cryptobranchus* gut ausgebildet, während jener Muskel noch fehlt. *Amblystoma* und *Salamandra* leben mehr terrestrisch; sie haben noch ein kleines Plectrum (**175** B), aber schon den Muskel, während bei *Triton* und *Siren* das Plectrum fehlt und nur der Muskel als Ueberträger dient. Die letztere jetzt völlig aquatile Form muß also von terrestrischen Vorfahren abstammen. Bei der zweiten Gruppe verschmilzt die Fußscheibe der Columella mit dem Operculum zu einer Einheit (**172** A bei *F*, wobei *St* bis zum Quadratum reicht). Es gehören hierhin Wasserformen (Necturus [**188** B], *Amphiuma*, *Typhlomolge*) ohne Opercularmuskel, und *Spelerpes*, *Desmognathus* mit Muskel als Zeichen einer mehr terrestrischen Lebensweise. Ein Verwandter von *Spelerpes*, *Batrachoseps attenuatus*, der das Larvenstadium im Ei durchmacht, und nur auf dem



Lande lebt, hat das Plectrum und jede Verbindung mit dem Quadratum verloren, aber jenen Muskel aus einem Teil des Levator scapulae gebildet. Die Columella und jener Muskel sind also ein guter Gradmesser der Lebensweise! Die Columella tritt ontogenetisch früher auf als das Operculum, weil das Wasserleben die phyletisch ältere Existenzform ist. Daher paßt das Schema **172** A auf die Larven beider Gruppen. Wenn ich oben das Fehlen einer Paukenhöhle bei den Urodelen auf Rückbildung zurückgeführt habe, so ist zu bedenken, daß möglicherweise ihre Stammformen beim Uebergange zum Lande die Umwandlung des Spritzlochkanals zur Paukenhöhle noch nicht vollzogen hatten, als die Rückanpassung an das Wasserleben einsetzte. Diese führte aber trotzdem zur Rückbildung des Kanals, weil sich inzwischen eine neue Form der Kiemenatmung und die Lungenatmung entwickelt hatten. Von der Columella bzw. vom Opercularmuskel ist anzunehmen, daß sie nur Erschütterungen des Bodens oder Wassers auf das Labyrinth übertragen, denn es liegen keine Beobachtungen über ein Hörvermögen der Urodelen vor. Die Verbindung der Columella mit dem Quadratum spricht, wie bei Schlangen, dagegen, denn sie müßten sonst ihre Kaubewegungen als Geräusche empfinden. Die Annahme ist aber berechtigt, daß wie bei den Insekten das Hören sich aus der Empfindlichkeit für seismische Reize entwickelt hat. Dieser bedeutungsvolle Fortschritt tritt uns zuerst entgegen bei den Fröschen.

Bei den **Anuren** zeigt sich zum erstenmal der Spritzlochkanal als ein funktionierender schalleitender Apparat (**176**). Die Paukenhöhle mündet mit weiter Oeffnung in den Rachen und ihr äußerer Eingang wird durch ein großes Trommelfell verschlossen, welches in einem knorpeligen, aus dem Quadratum hervorgehenden Annulus tympanicus eingespannt ist. Die Gehörknöchelchen bestehen wie bei den Urodelen aus zwei Stücken, einem knorpeligen Operculum von scheibenförmiger Gestalt, welches die Fenestra vestibuli verschließt, und einem knöchernen nur an den beiden Enden knorpeligen Plectrum (Columella), dessen äußeres Ende mit dem Trommelfell verwächst, wobei ein dünner Processus ascendens eine dorsale Verbindung mit dem Schädel (bei *Rana*) herstellt. Das innere Ende bedeckt mit einer kleinen Fußscheibe nur den oberen Teil des Operculums und ist hier durch Bindegewebe mit ihm verbunden. An das Operculum heftet sich ein Teil des Musc. levator scapulae. *Pipa* und *Dactylethra* stellen unter den Anuren insofern die höchste Stufe dar, als die knorpelige Endscheibe des Plectrums die ganze Innenfläche des Trommelfells bedeckt und bei *Pipa* sein inneres Ende mit dem Operculum verwächst, während es bei *Dactylethra* in einer Pfanne des Operculums artikuliert. Außerdem vereinigen sich die beiden Rachenöffnungen der Paukenhöhle zu einer engen medianen Mündung. Umgekehrt verlieren manche Kröten (*Pelobates*, *Bombinator*) und Frösche (*Rhinoderma*), die Paukenhöhle und das Trommelfell wie die Urodelen. Das Operculum scheint dabei immer erhalten zu bleiben, während das Plectrum bei *Pelobates* (aus zwei Knöchelchen bestehend) und *Rhinoderma* rudimentär ist und bei *Bominator* und *Pseudophryne* fehlt. *Pelobates* hat auch den Annulus verloren, während *Rhinoderma* und *Pseudophryne* ihn noch besitzen. Es zeigt sich hierin die bekannte Disharmonie bei der Rückbildung zusammengehöriger Teile. Sie ist um so merkwürdiger als *Bombinator* und *Pelobates* eine deutliche Stimme haben, also wohl sicher hören, und nicht einzusehen ist, wie die Schallwellen

bei rudimentärer oder fehlender Columella zum Labyrinth gelangen, wenn nicht die Fasern des Musc. opercularis (Levator scapulae) die Uebertragung bewirken. Dann können möglicherweise auch die Landurodelen (**188** C) hören. Bei *Bombinator* und *Rhinoderma* kann man, wie bei Urodelen, die Vorliebe für den Aufenthalt im Wasser als Ursache der Rückbildung heranziehen, *Pelobates fuscus* aber ist ein ausgesprochenes Landtier.

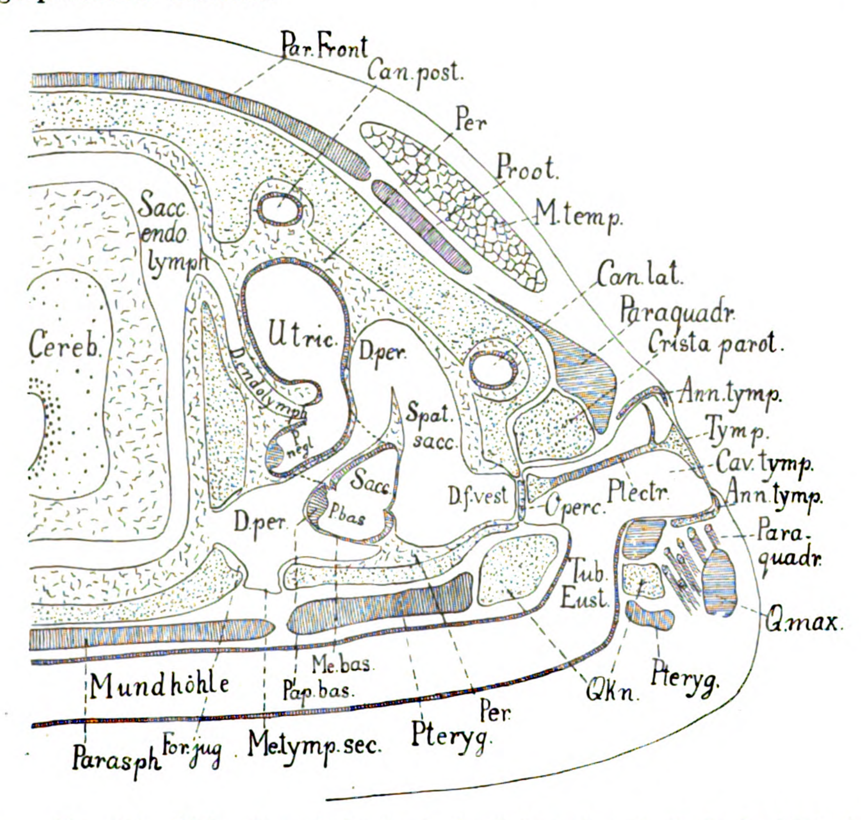
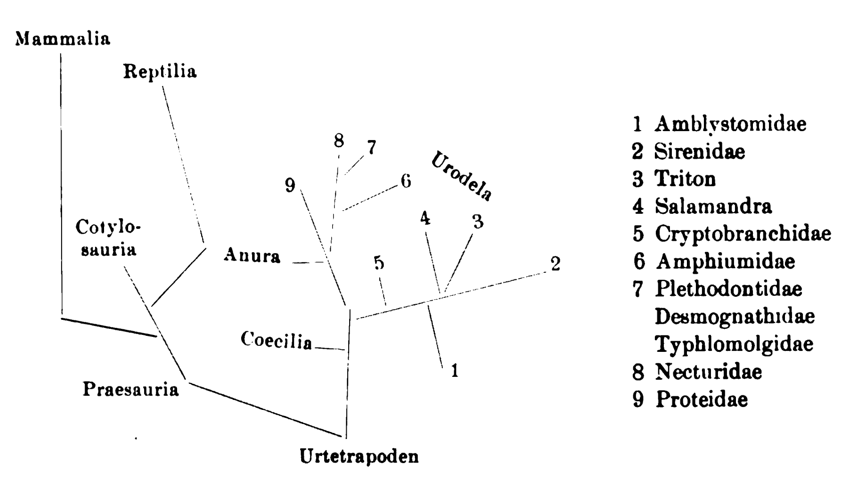


Fig. 176. Dicker Querschnitt durch das Labyrinth und die Paukenhöhle des Frosches, $^{20}/_{1}$. *Ann.tymp.* Annulus tympanicus, *Can.lat.*, *Can.post.* äußerer, hinterer Bogengang, *Cav.tymp.* Paukenhöhle, *Cereb.* Cerebellum, *Crista parot.* Crista parotica des Knorpelschädels, *D.endolymph.*, *D.per.*, *D f.vest.* Ductus endolymphaticus, perilymphaticus, fenestrae vestibuli, *For.jug.* Foramen jugulare, *M.temp.* Musculus temporalis, *Me.bas.* Membrana basilaris, *Me.tymp.sec.* Membrana tympani secundaria, *Operc.* Operculum, *P.bas.*, *negl.* Pars basilaris, neglecta sacculi, *Paraquadr.* Paraquadratum (Tympanicum), *Par.Front.* Parieto-Frontale, *Parasph.* Parasphenoid, *Per.* perilymphatisches Gewebe, *Plectr.* Plectrum (Columella), *Pteryg.* Pterygoid, *Proot.* Prooticum, *Q.kn.* Quadratknorpel, *Q.max.* Quadratomaxillare. *Sacc.* Sacculus, *Spat.sacc.* Spatium sacculare des perilymphatischen Raumes, *Tub.Eustach.* Tuba Eustachii, *Tymp.* Tympanum (Trommelfell), *Utric.* Utriculus. Knorpel punktiert, Knochen gestrichelt. Orig., kombiniert nach VILLY, HARRISON und GAUPP.

Die hyomandibulare Natur der Columella tritt bei den Anura nicht so deutlich hervor wie bei Cöciliern und manchen Urodelen, da sich ihr distales Ende nicht mehr an das Quadratum anheftet, sondern an das Trommelfell, das in einem abgegliederten Stück des Quadratums

liegt. Durch die eigentümliche Kopfgestalt der Larve sind Quadratum und Zungenbeinbogen vor die Orbita verlagert, was die Cänogenese zur Folge gehabt hat, daß die Columella sich aus der Labyrinthkapsel entwickelt und nicht aus dem Hyomandibulare. Die Verhältnisse werden also nur durch die Befunde der Urodelen verständlich, und zwar kann man sie an die Ausgangsform (188 B) anschließen: das distale Ende der Columella rückte vom Quadratum ab an die Haut und trat gleichzeitig in Beziehung zur ersten Schlundspalte. Im Anschluß an Reed möchte ich nach den Gehörknöchelchen folgenden Stammbaum entwerfen.



Sauropsiden. Der schalleitende Apparat zeigt im allgemeinen eine große Aehnlichkeit mit demjenigen der Anuren, was darauf beruht, daß er ebenfalls aus dem Stadium **174** hervorgegangen ist. So erhält sich auch die in verschiedenen Abteilungen dauernd oder nur embryonal beobachtete Verbindung des Gehörknöchelchens mit dem Quadratum. Die Columella besteht aus zwei Stücken, einem inneren großen knöchernen Stapes (Plectrum), welcher mit einer Fußplatte das Foramen vestibuli verschließt, und einer kleinen knorpeligen Extracolumella (**177—184**), welche sich mit einem oberen und einem unteren Fortsatz an das Trommelfell anlegt, sobald dieses vorhanden ist. Die Columella wird zuweilen (Geckonen, Kasuar, Pelikan) dicht über der Fußplatte von einer Arterie durchbohrt, so daß sie die Form eines Steigbügels erhält, was schon bei Cöciliern beobachtet wird, und auch für den Stapes der Säuger gilt. Stapes und Extracolumella sind ursprünglich (*Sphenodon*, manche Saurier, junge Krokodile) gelenkig miteinander verbunden, in vielen Fällen vereinigen sich aber beide Stücke in fester Weise, indem sie entweder durch Bindegewebe (*Draco*, *Chamaeleo*) zusammengehalten werden oder verwachsen (Gecko, *Agama*, Schildkröten u. a.). Die ontogenetischen Angaben sind sehr widerspruchsvoll. Für gewisse Eidechsen, Schildkröten und Vögel ist der ontogenetische Ursprung der Columella aus dem oberen Stück des Zungenbeins nachgewiesen. Bei anderen Eidechsen und Schlangen soll der Stapes ganz (C. K. Hoffmann, Okajima) oder nur mit seiner Fußplatte (Parker) von der Labyrinthkapsel abstammen. Es spielen sich hier vermutlich cänogenetische Vorgänge ab, auf welche wir schon

bei den Anuren hinwiesen. Wie bei diesen das Plectrum anstatt aus dem Hyomandibulare aus der Labyrinthkapsel hervorging, so auch hier. In der Ontogenie der verschiedensten Klassen wird immer wieder beobachtet, daß ein benachbartes Gewebe als Bildungsstätte eines Organs auftritt an Stelle der phyletischen Ursprungsstelle. Jedenfalls ist die **Extracolumella** der Sauropsiden im Gegensatz zu dem Distalende der Columella der Amphibien als eine Neuerwerbung aus dem Hyoid anzusehen. Daher finden wir hier einen Musculus stapedius (richtiger extracolumellaris), der aus der Hyoidmuskulatur (N. facialis) stammt und an der Extracolumella oder dem Trommelfell inseriert. Er findet sich bei Krokodilen (**182**) als echter Muskel, hingegen bei Sauriern und *Sphenodon* nur als Sehne (**178**), nachdem er embryonal als Muskel angelegt war. Bei Schildkröten und Schlangen ist er noch nicht gefunden worden. Ob der M. tensor tympani der Vögel (**148**) trotz ventraler Lage ihm homolog ist, erscheint zweifelhaft. Nach ihrer ganzen Lage und Funktion sind die Columellae der Urodelen und

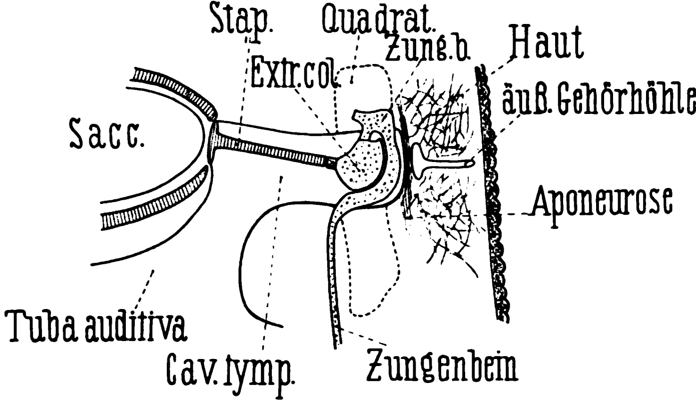


Fig. 177. Querschnitt durch die Paukenhöhle von *Sphenodon*, Orig. unter Benutzung von Figuren von VERSLUYS. Vergr. $1^{1}/_{2}:1$. Die Extracolumella und das obere Ende des Zungenbeins verwachsen bei verschiedenen Individuen bald mehr, bald weniger, und heften sich dabei gleichzeitig an die Hinterwand des Quadratums.

Sauropsiden als homolog anzusehen. Die ersteren haben noch ein Operculum, was bei den letzteren fehlt und durch die Fußscheibe der Columella ersetzt wird (was übrigens auch bei Cryptobranchiden vorkommt). Daher besitzen die Sauropsiden auch keinen M. opercularis, aber als Neuerwerbung eine hyoidale Extracolumella. Die Gehörknöchelchen der Sauropsiden haben also auf der Grundlage der Urtetrapoden (Stegocephalen) ihren eigenen Weg einschlagen. Es ist interessant, daß sich bei dem primitiven *Sphenodon* (**177**) dauernd eine knorpelige Verbindung des Hyoids mit der Extracolumella erhält. Die Extracolumella der Sauropsiden scheint ursprünglich noch einen dritten, nach unten gerichteten Fortsatz (Proc. internus oder Infrastapediale) besessen zu haben, welcher von ihrem inneren Ende abging und, dem Quadratum angelagert (**178**), sich bis zum Unterkiefer erstreckte. Wenigstens lassen sich die verschiedenen Zustände unter dieser Annahme am leichtesten verstehen. Er fehlt bei Geckonen, Schildkröten (**180**), Schlangen (**179**). Bei den Embryonen der Krokodile (**183**) und mancher Vögel steht dieser innere Fortsatz der Extracolu-

mella noch mit dem unteren Teil des Zungenbeinbogens im kontinuierlichen Zusammenhang und dieses wiederum mit dem Unterkiefer. Bei erwachsenen Krokodilen (**182** A) ist der Fortsatz nicht mehr vorhanden, während er sich bei den Vögeln (**184**, *Proc. intracol.*) durch Bandmasse mit dem Boden der Paukenhöhle verbindet. Bei den Sauriern legt er sich an das Quadratum (**178**) an. Bei den Embryonen der Saurier tritt gegenüber dem Proc. internus ein dorsalwärts gerichteter **Proc. dorsalis** auf, dessen oberes Ende sich als ein Knorpelstück (**Intercalare**) zwischen Quadratum und Crista parotica des Schädels erhält,

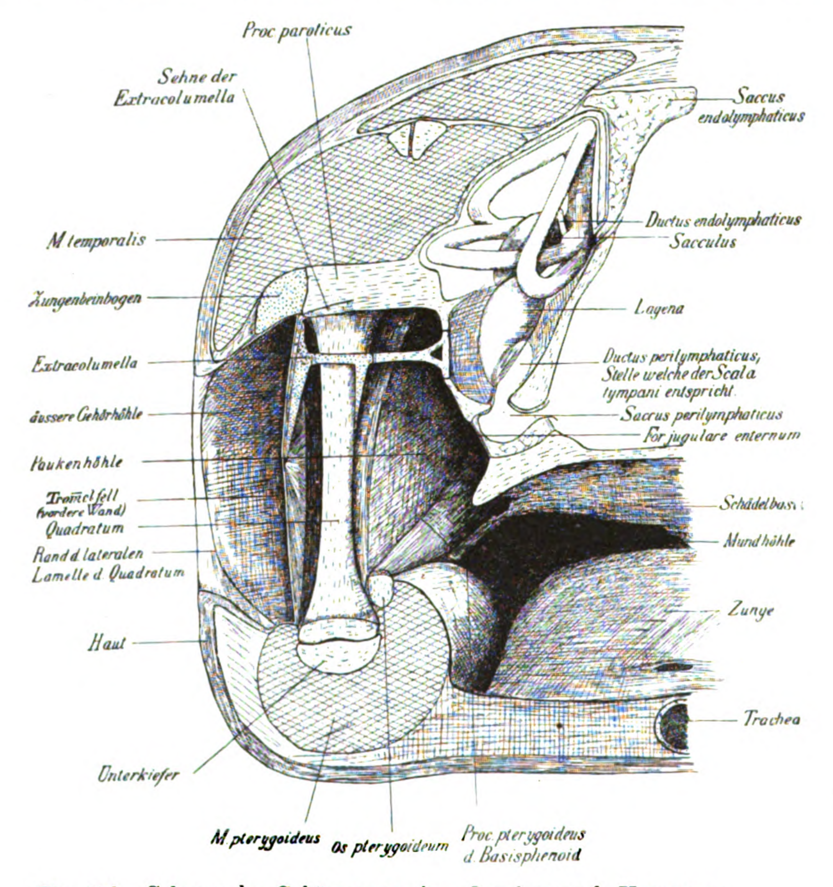


Fig. 178. Schema des Gehörorgans eines Sauriers nach VERSLUYS.

aber die Verbindung mit der Extracolumella verliert. Nur bei Agamiden kann sie als ein Bändchen bestehen bleiben. Bei den Schlangen (**179**) ist die Extracolumella im Zusammenhang mit der Rückbildung der Paukenhöhle zu einem einfachen Stäbchen geworden, welches aber noch das Quadratum erreicht und sich durch Bandmasse mit ihm verbindet. Endlich bei den Schildkröten (**180**) fehlt auch diese Bandverbindung. Es ist begreiflich, daß die Columella sich allmählich von dem Quadratum frei gemacht hat, denn dadurch wurde sie befreit von den Erschütterungen der Kaubewegungen. Daß die Verbindung sich

ursprünglich auch auf den Unterkiefer erstreckte, erklärt sich wohl aus der Nebeneinanderlagerung von Quadratum und Unterkiefer. Bei der

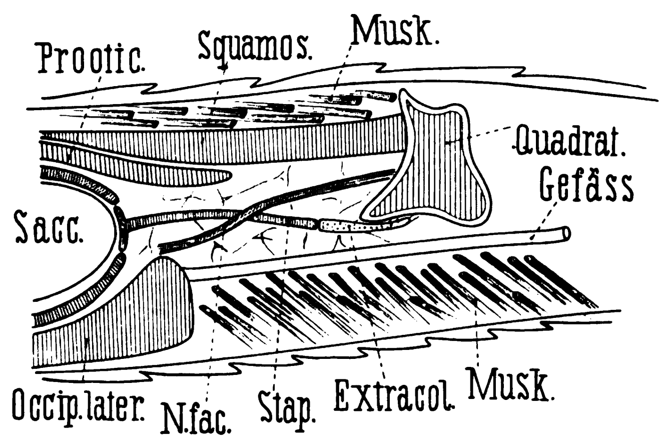


Fig. 179. Sagittalschnitt durch die hintere Kopfregion einer Schlange. Vergr. $^{2}/_{1}$. Die Columella läuft fast gerade von vorn nach hinten und endet mit der Extracolumella auf der Unterseite des Quadratums, welches hier einen nach vorn gekehrten Höcker bildet. Der Nervus facialis überquert die Columella auf ihrer Außenseite. Sie wird durch Bindegewebe in ihrer Lage gehalten. Orig.

Giftschlange *Trigonocephalus japanicus* fehlt die Extracolumella, auch in der Ontogenie, und bei *Typhlops* ist von dem ganzen Apparat nur noch die Fußplatte vorhanden.

Die pharyngeale Mündung der **Paukenhöhle** ist ursprünglich weit; so bei *Sphenodon* (**177**) und den meisten Sauriern (**178**). Eine Ausnahme machen die Chamäleonen und einige Iguaniden, bei denen sie durch Schleimhautfalten eingeengt wird. Einige Chamäleonen (*Ch. gracilis, dilepis, monachus*) besitzen außer einem am Halse sitzenden, durch Exspiration aufblähbaren Halsluftsack jederseits am Kopf hinter dem Auge einen Luftsack, der von der Hinterwand der Paukenhöhle aus durch zwei Oeffnungen aufgetrieben wird und dem erregten Tiere ein sehr merkwürdiges Aussehen verleiht. Das Ostium pharyngeum wird durch Heben

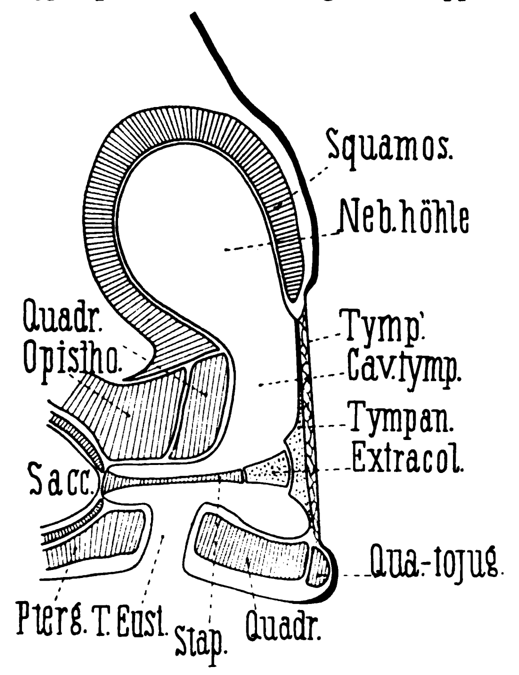


Fig. 180. Schnitt durch den Gehörkanal einer Schildkröte, *Cistudo virginea*, schematisch. Vergr. $^{4}/_{1}$. Orig.

des Kopfes geöffnet, durch Senken geschlossen. Daher können diese Schreckmittel längere Zeit aufgerichtet gehalten werden, ohne das Zubeißen zu beeinträchtigen. Die Schildkröten (**180**) besitzen eine kurze EUSTACHIsche Röhre, welche neben dem Gelenkende des Quadratums ausmündet. Bei den Krokodilen und Vögeln sind diese Röhren sehr lang geworden, wodurch das Mittelohr abrückt vom Rachenraum, und vereinigen sich von beiden Seiten zu einer unpaaren Oeffnung (**182** A, **184**). An dieser mündet bei den Krokodilen auch noch ein sekundärer mittlerer Kanal, welcher in komplizierter Weise (**182** B) mit den seitlichen in Verbindung steht. In diesen beiden Ordnungen zeigt sich noch eine andere konvergente Erscheinung, daß nämlich die Paukenhöhle Nebenräume bildet, welche in die umgebenden Knochen (Occipitale, Quadratum, Articulare u. a.) eindringen und diese pneumatisch machen. Sie dienen vermutlich als Luftspeicher, damit bei längerem Aufenthalt unter Wasser oder beim raschen Fliegen kein Unterdruck durch Luftresorption entsteht. Diese Seitenhöhlen sind bei den Krokodilen (**182**) erstaunlich groß und kommunizieren über und unter dem Gehirn

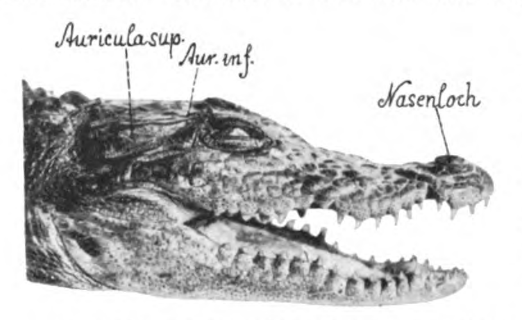


Fig. 181. Seitenansicht des Kopfes eines jungen *Crocodilus palustris* mit der oberen (*Aur.sup.*) und unteren Ohrfalte (*Aur.inf.*) nach außen vom Trommelfell. Orig.

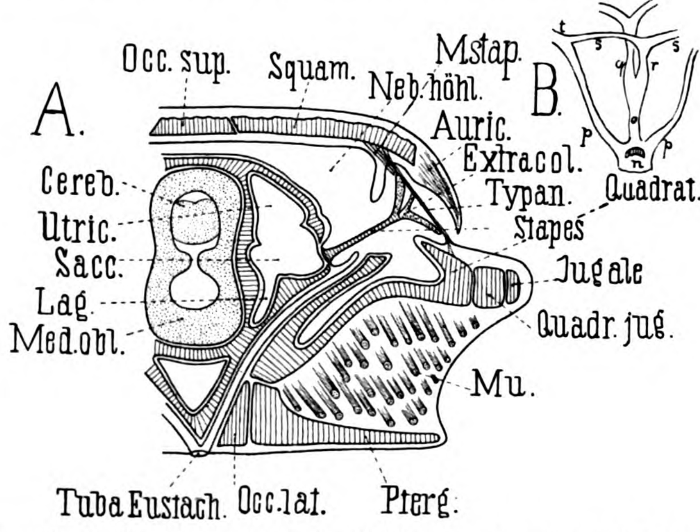


Fig. 182. **A** Querschnitt durch das Gehörorgan eines *Crocodilus palustris* von 25 cm Länge. Vergr. $^3/_1$. Orig. schematisch. *Aur.* obere Ohrfalte, *Cereb.* Cerebellum, *Cav.tymp.* Cavum tympani, *Extracol.* Extracolumella, *Lag.* Lagena, *Mu.* Muskel, *M.stap.* Musculus stapedius, *Med.obl.* Medulla oblongata, *Occ.lat.sup.* Occipitale laterale superius, *Pterg.* Pterygoid, *Quadr.jug.* Quadratojugale, *Sacc.* Sacculus, *Typan.* Trommelfell, *Utric.* Utriculus. **B** Pharyngeale Mündung der beiden Tuben (*p*) von *Crocodilus* mit dem medianen Gang (*o*) und seinen Verzweigungen (*q*, *r*, *s*, *t*), nach OWEN. *n* Klappe.

von beiden Seiten miteinander. Bei Schildkröten (180) zerfällt die Paukenhöhle in einen äußeren und einen inneren Abschnitt, welche beide durch eine von der Columella durchzogenen Oeffnung zusammenhängen. Der äußere Abschnitt liegt in

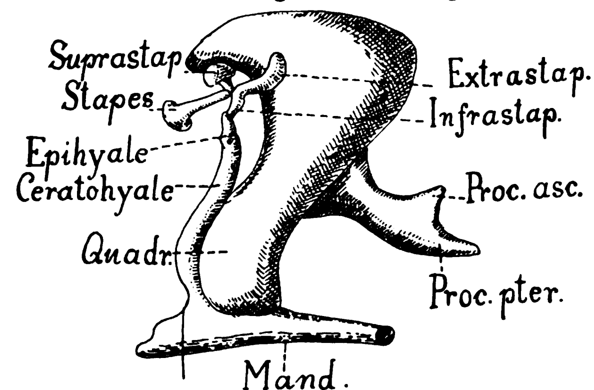


Fig. 183. Aeußere Ansicht des Quadratums und der Gehörknöchelchen der rechten Seite eines Embryos von *Crocodilus palustris* von 3,7 cm Länge nach PARKER, um die Verbindung des Infrastapediale mit dem Zungenbeinbogen zu zeigen. Supra-, Extra- und Infrastapediale bilden zusammen die Extracolumella. Diese entspricht wohl dem Epihyale, während die von PARKER als Epi- und Ceratohyale bezeichneten Teile richtiger als Cerato- und Basihyale angesehen werden. Der Stapes ist dann ein Pharyngohyale. *Mand.* Mandibula, *Proc.asc.*, *Proc.pter.* Processus ascendens und pterygoideus des Quadratums.

einer großen trichterförmigen Vertiefung des Quadratums und setzt sich bei manchen Arten (*Cistudo*) dorsal in eine riesige Nebenhöhle fort. Die Paukenhöhle und damit auch das Trommelfell fehlt unter den Sauriern bei den in der Erde wühlenden Amphisbäniden und bei

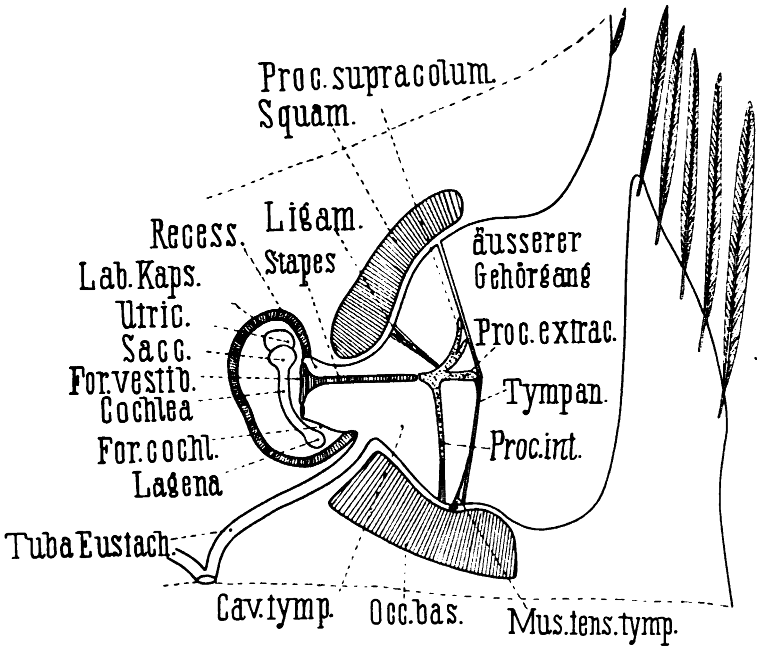


Fig. 184. Schnitt durch den Gehörkanal eines Hahns. Orig., schematisch, Vergr. $^3/_1$. *For.cochl.*, *vestib.* Foramen cochleare, vestibulare, *Lab.kap.* Labyrinthkapsel, *Occ.bas.* Occipitale basilare, *Proc.supracolum*, *extrac.* Processus supra-, extracolumellaris, *Proc.int.* Processus internus, *Recess.* Recessus cavi tympani, *Sacc.* Sacculus, *Tympan.* Tympanum, *Utric.* Utriculus.

allen Schlangen (**179**). Die Columella liegt dann wie bei Urodelen direkt im Gewebe. Das Cavum tympani der Vögel (**184**) läuft innen in einen kleinen trichterförmigen Recessus aus, dessen mediale Wand dorsal das ovale Fenster mit der Fußplatte des Stapes, ventral das von der Paukenhöhlenwand verschlossene Schneckenfenster trägt. Beide werden durch ein kleines Knochenstückchen getrennt.

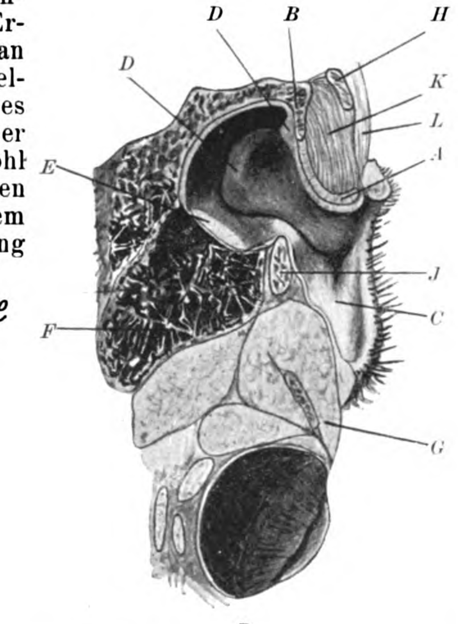
Das **Trommelfell** der Saurier liegt bei manchen Arten (*Iguana*) im Niveau der äußeren Haut; bei anderen rückt es in die Tiefe einer sehr verschieden weit entwickelten äußeren Gehörgrube (**178**). Bei manchen Eidechsen schließt sich der Zugang bis auf eine kleine Oeffnung. Die Rückbildung des Tympanums kann bei oberflächlicher Lage desselben erfolgen, indem es die gewöhnliche Beschaffenheit der Haut annimmt (*Draco*, Agamiden, *Chamaeleo*) oder, nachdem es in die Tiefe gerückt ist, durch Verwachsung der äußeren Grube. Bei *Ophisaurus apus* ist dieser Eingang als ein kleiner Spalt noch deutlich sichtbar, bei *Anguis fragilis* aber ist er mit Ausnahme einiger osteuropäischer Exemplare so klein geworden, daß er mit bloßem Auge nicht zu sehen ist. Bei *Sphenodon* (**177**) sieht man äußerlich nichts von einem Trommelfell; es erinnert nur noch ein 5 mm langer, von Epithel ausgekleideter geschlossener Gang, welcher in der Haut liegt, daran, daß eine Rückbildung des Trommelfells und der äußeren Gehörgrube eingetreten ist. Eine bindegewebige Aponeurose zwischen diesem Gang und der Außenwand des Cavum tympani kann als der Rest der Mittelschicht des Trommelfells gedeutet werden. Das Trommelfell der Schildkröten ist sehr groß und liegt im Niveau der äußeren Haut und in einem geschlossenen oder nach hinten offenen Ring der Schädelknochen (Squamosum, Quadratum). Bei manchen Arten (*Cistudo*, **180**) ist seine innere Fläche knorplig und bildet eine flache Erhebung mit einer seichten Grube für das äußere Ende der Extracolumella. Auf der höchsten Stufe stehen die Krokodile und die Vögel. Bei ersteren (**182**) legt sich eine mit besonderer Muskulatur versehene Hautfalte (**181**, *Aur. sup.*) als erste Andeutung einer **Ohrmuschel** (Auricula) von oben über das Trommelfell hinüber. Darunter liegt neben der vorderen Hälfte desselben noch eine kleinere Auricula inferior. Beide lassen einen Spalt zwischen sich, welcher schräg nach oben zum Hinterrand des Auges führt. Werden beiden Falten eng aneinander gelegt, so wird das Trommelfell vollständig verdeckt, und es können die Wasserbewegungen unter Wasser keinen Reiz ausüben. Taucht das Tier aus dem Wasser empor, so können ihm durch jenen Kanal sofort Schallwellen zugeleitet werden.

Bei den Vögeln liegt das Trommelfell zuweilen ausgespannt in einem Knochenring, welcher in anderen Fällen (Huhn, **184**) fehlt. Die knorplige Extracolumella bildet einen Fortsatz nach außen und einen nach oben und hält dadurch das kegelförmig nach außen vorspringende Trommelfell gespannt. An ihrer Basis entspringt, wie schon erwähnt, ein nach unten gerichteter Fortsatz, welcher sich direkt oder durch ein Ligament bis zum Boden der Paukenhöhle fortsetzt. Ein anderes (PLATNERsches) Ligament erstreckt sich dorsalwärts. Es ist nur ein Musculus tensor tympani vorhanden, welcher, von der Außenseite des Schädels entspringend, auf die Innenfläche des Trommelfells übertritt und an der Extracolumella endet.

Der äußere Gehörgang der Vögel (**184**) ist ziemlich groß und steigt von oben nach unten herab. Sein Eingang wird von Federn verdeckt.



Die feinhörigen Eulen besitzen eine quere, halbkreisförmige, mit Federn besetzte Hautfalte, welche durch Muskeln aufgerichtet werden kann und dann mit den Federn einen Schalltrichter bildet. Beim **Auerhahn (185)** trägt die Hinterwand des äußeren Gehörgangs einen sehr blutgefäßreichen kegelförmigen Lappen; da der balzende Hahn am Ende des „Schleifens" vorübergehend taub ist, so wurde früher angenommen, daß der Lappen durch Blutstauung anschwillt und den Gang verschließt. Durch Injektion läßt sich aber ein solcher Verschluß nicht erzielen, und da kein Schwellgewebe vorhanden ist, so muß diese Erklärung aufgegeben werden. Der Unterkieferfortsatz kann auch nicht als Verschlußmittel herangezogen werden, da er bei geöffnetem Schnabel hinter dem Gehörgang bleibt. Ebensowenig befriedigt Ewalds Erklärung, der nach Versuchen an Tauben eine Zerrung des Trommelfells und gesteigerten Druck des Labyrinthwassers als Ursache der Taubheit annimmt. So bleibt wohl nur die Hypothese einer psychischen Hemmung übrig, die nach dem Höhepunkt der sexuellen Erregung



Rose

Quadr.

A

Fig. 185. **A** Rechte Ohrkanalfalte des Auerhahns, etwas vorgezogen, nat. Gr. *Quadr.* durchschimmerndes Quadratum. Orig. **B** Horizontalschnitt durch die Mitte der Gehörkanalöffnung des Auerhahns nach Ehrlich. *A* fibröse Platte, *B* Knochenwand des Kanals, *C* ohrmuschelartige Erweiterung desselben, *D* Drüsenfalte, *E* Trommelfell, *F* pneumatischer Knochenraum, *G* Musculus temporalis, *H* Fortsatz des Unterkiefers, *I* Quadratum, *K* Musc. depressor, *L* Hautmuskel.

eintritt. Der Behauptung, daß der Auerhahn in jenem Moment zwar taub ist, aber gut sieht, stehe ich sehr skeptisch gegenüber, denn wie will man dies beweisen; sein plötzliches Auffliegen tritt vermutlich ein nach dem Aufhören der Hemmung.

Die Säuger weisen in ihrem schalleitenden Apparat eine ganze Anzahl höchst charakteristischer Verhältnisse (**157 F**, **158**) auf. Wenn wir sie von außen nach innen aufzählen, so wäre zunächst die meist gut entwickelte, von Knorpel gestützte Ohrmuschel (Auricula) zu erwähnen, welche durch oft in großer Zahl (beim Pferd 17) vorhandene Muskeln verschieden gestellt und dadurch zum Auffangen der Schallwellen benutzt werden kann. Weitere Einzelheiten über ihren Bau s. S. 222. Der äußere Gehörgang ist lang und wird am äußeren Ende

von Knorpel, am inneren von Knochen gestützt. Das auf diese Weise weit nach innen verlagerte Trommelfell ruht in einem besonderen knöchernen Rahmen (Os tympanicum). Die EUSTACHIschen Röhren der Säuger sind lang, laufen nach vorn und unten, und münden mit enger Oeffnung in den Rachen. Es sind 3 Gehörknöchelchen vor-

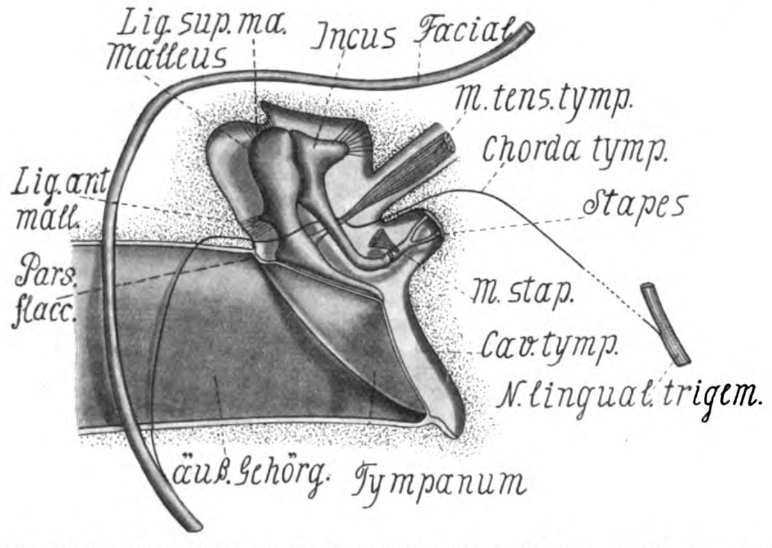


Fig. 186. Querschnitt durch den linksseitigen äußeren Gehörgang und das Cavum tympani des Menschen, etwas schematisch, bei Betrachtung von hinten. Der *Musc. tensor tympani* läuft schräg nach innen und vorn. Ebenso erstreckt sich die Chorda tympani vom Facialis nach vorn zum Trigeminus. *Pars flacc.* Pars flaccida des Trommelfells. Orig., kombiniert nach verschiedenen Autoren.

handen, von denen nur der Steigbügel der Columella der Urodelen homolog ist, während Hammer und Amboß Neuerwerbungen darstellen. Der Hammer entsteht aus dem proximalen Ende des MECKELschen (Unterkiefer-)Knorpels, welcher bei den übrigen Wirbeltieren zum Articulare verknöchert. Der Amboß ist eine Umbildung des Quadratums. Diese beiden äußeren Knöchelchen gehen also aus dem ursprünglichen Kiefergelenk hervor, und daher finden wir bei den Säugern nicht das quadrato-

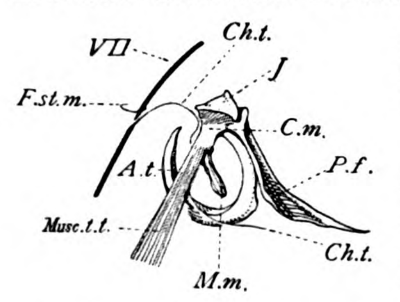


Fig. 187. Hammer, Amboß (*J*) und Annulus tympanicus (*A.t.*) von *Echidna hystrix*, rechte Seite, nach BENDER und DENKER. *M.m.*, *C.m.* Manubrium und Caput mallei, *P.f.* Processus folii, *Musc.t.t.* Musculus tensor tympani, *Ch.t.* Chorda tympani, *F.st.m.* Foramen stylomastoideum, *VII* Facialis.

articulare Gelenk der übrigen Wirbeltiere (**188** B, D, E), sondern etwas ganz Neues, indem der Unterkiefer (Dentale) einen Gelenkkopf bildet, welcher in eine Grube des Squamosum eingreift (F). Der Stiel (Manubrium) des Hammers verwächst mit dem Trommelfell (**186**), und zwischen ihm und der Paukenhöhlenwand spannt sich ein besonderer Muskel (Musculus tensor tympani) aus, welcher vom

Trigeminus versorgt wird und dadurch sich als früherer Kiefermuskel (Teil des Musc. pterygoideus internus) zu erkennen gibt. Ein zweiter Muskel (M. stapedius) inseriert am Steigbügel und gehört zum Facialisgebiet, weil der Steigbügel aus dem oberen Ende des Zungenbeinbogens hervorgeht. Der Hammer variiert sehr in seiner Gestalt bei den verschiedenen Gruppen. Er ist mit dem Amboß unbeweglich verbunden, indem die von Knorpel überzogenen Flächen der beiden Knöchelchen miteinander knorplig oder knöchern verwachsen oder durch Bindegewebe vereinigt werden. Zuweilen werden nebeneinander diese Gewebe angetroffen. Dazu kommt dann noch eine feste bindegewebige Kapsel. Bei *Erinaceus*, Carnivoren, Affen wird auch ein partieller Zerfall des Verbindungsgewebes zu einer amorphen Masse beobachtet, und bei Fledermäusen, Raubtieren und Affen treten stellenweise kurze Spalten auf. Auch beim Menschen findet sich nie ein echtes Gelenk, obwohl oft von einem solchen gesprochen wird, aber es liegt zwischen den Knorpelüberzügen des Hammers und Amboß und mit ihnen verwachsen ein faseriger Zwischenknorpel, der stellenweise einen Spalt aufweist. Vom Hammer entspringt noch ein Fortsatz, der Processus anterior s. folii, der nach vorn zur Paukenhöhlenwand zieht und bei niederen Säugern (Monotremen [187], Beuteltieren, Insektivoren, Fledermäusen) meist groß ist, während er bei den höheren mehr oder weniger sich rückbildet. Beim Menschen (**186**) bildet er einen kleinen Höcker, von dem das Ligamentum anterius entspringt. Dieser Processus anterior entsteht als ein Deckknochen, welcher dem Os angulare der übrigen Wirbeltiere entspricht. Bei den Cetaceen sind alle 3 Knöchelchen fest verwachsen, und der Hammer verwächst durch den Processus anterior mit dem Os tympanicum, so daß die Schallwellen von hier aus auf die Kette übertragen werden. Die Durchbohrung des Stapes entsteht dadurch, daß er um eine embryonale Arteria stapedialis (Seitenast der A. carotis interna) herum verknöchert. Dieses Gefäß erhält sich zuweilen bei den Erwachsenen (Igel, Maulwurf, manche Nager). Andererseits fehlt eine solche Durchbohrung bei Monotremen, vielen Beuteltieren, Cetaceen und bei *Manis*, und der Steigbügel sieht dann reptilienähnlich aus (Stapes columelliformis).

Bezüglich **der menschlichen Verhältnisse** (**186**) sei noch Folgendes hinzugefügt. Das Trommelfell steht schräg, hat eine Dicke von 0,1 mm und einen Durchmesser von ca. 10 mm. Die laterale Fläche bildet eine trichterförmige Vertiefung, die mediale eine Vorwölbung, an welche sich der Stiel des Hammers anlegt. Zur weiteren Befestigung des Hammers dienen ein Ligamentum externum und ein Lig. anterius an der äußeren und an der vorderen Wand der Paukenhöhle, welche dicht nebeneinander liegen (Lig. ext. verdeckt in **186**) und am oberen Ende ein mehr muköses Lig. superius. Die Trichterform des Trommelfells ist wichtig, weil sie im Zusammenhang mit der Anheftung des Hammerstiels bewirkt, daß alle Sektoren verschieden gespannt sind und die Membran daher keinen Eigenton besitzt. Das Trommelfell kann daher sehr verschieden hohe Töne gleich gut übertragen. Die Verbindung mit dem Amboß erfolgt durch fest verbundene, zackige, überknorpelte Flächen, während das untere Ende des Incus einen kleinen Gelenkkopf (Proc. lenticularis) bildet, welcher in eine Pfanne des Steigbügels greift. Auch der Amboß wird durch ein starkes Band festgehalten. Alle diese Bänder werden wie

auch die Knöchelchen von Schleimhaut umhüllt. Wird der Stiel des Hammers nach innen gedrückt, so legt sich der Kopf desselben nach außen, wodurch der lange Amboßfortsatz den Steigbügel nach innen drückt. Wie HELMHOLTZ gezeigt hat, wirken die Längenverhältnisse der Knöchelchen so, daß der Steigbügel nur $^2/_3$ der Exkursion des Hammerstiels macht, aber dafür einen $1^1/_2$mal so starken Druck empfängt als der Hammerstiel. Die Schwingungen des Trommelfells mit großer Amplitude und geringer Kraft verwandeln sich in solche mit geringer Amplitude und großer Kraft, welche auf die Perilymphe übertragen werden. In dieser Steigerung liegt der Vorteil, den die Kette von Gehörknöchelchen im Vergleich mit der geraden Columella der übrigen Wirbeltiere gewährt. Der Musculus tensor tympani läuft vom Hammerstiel nach innen, vorn und oben. Er spannt das Trommelfell, indem er den Hammer nach innen zieht und dadurch indirekt einen Druck auf den Amboß und Steigbügel ausübt. Der sehr kleine M. stapedius zieht den Steigbügel nach hinten und oben, wodurch er etwas um den hinteren Pol der Fußplatte gedreht und im Fenster mehr fixiert wird. Beide Muskeln sind Schutzeinrichtungen gegen zu starke Töne. Die hintere Wand der Paukenhöhle kommuniziert durch Poren mit den vielen Zellen des Mastoidfortsatzes (**158** bei *37*) und kleidet diese mit einer sehr dünnen Schleimhaut aus. Die Ohrtrompete, Tuba Eustachii (**158** bei *10*, *11*), ist ein ca. $3^1/_2$ cm langes Rohr, welches ein kurzes Stück im Felsenbein liegt, dann, nach Austritt aus dem Schädel, von Knorpel gestützt wird und an der oberen seitlichen Wand des Rachens ausmündet. Diese pharyngeale Mündung öffnet sich jedesmal beim Schlucken, wobei Luft bis in die Paukenhöhle gelangt und diese ventiliert. Der Tubenkanal ist ein enger Spalt, dessen Schleimhautwände im Leben aufeinander liegen, so daß es sehr fraglich ist, ob auf diesem Wege kleine Druckschwankungen der Luft der Paukenhöhle ausgeglichen werden können. Bei starken Detonationen ist es aber sicherlich der Fall, weshalb die Kanoniere beim Abfeuern den Mund öffnen. Eine periodische Durchlüftung der Paukenhöhle ist notwendig, weil bei verschlossener Tube die Luft in der Paukenhöhle absorbiert wird und Schwerhörigkeit eintritt. Das Flimmerepithel der Tube schlägt gegen den Rachen zu, verhindert dadurch das Eindringen von Bakterien und unterstützt den Schleimabfluß von der Paukenhöhle aus. Der äußere Gehörgang wird von der Haut ausgekleidet und zerfällt in einen von Knorpel gestützten äußeren und einen im Schläfenbein liegenden inneren Abschnitt. Der Knorpel des äußeren Teils geht über in denjenigen der Ohrmuschel und besteht aus elastischem Knorpelgewebe (Netzknorpel). Der äußere Abschnitt besitzt feine Härchen, deren sehr große Talgdrüsen das Ohrenschmalz erzeugen, und viele Schweißdrüsen, welche mit Unrecht als Ohrschmalzdrüsen bezeichnet werden. Die Bedeutung der Ohrmuschel als Schalltrichter ist sehr gering, da die Ohrmuskeln rudimentär sind und nur ganz vereinzelte Individuen willkürlich die Stellung ihrer Ohren verändern können.

IV. Die Homologien des schalleitenden Apparats.

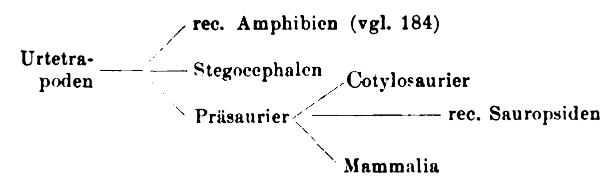
Seitdem MECKEL 1820 die wichtige Entdeckung machte, daß der Hammer aus dem Unterkieferknorpel hervorgeht, ist die Entstehung der Gehörknöchelchen ein Brennpunkt phylogenetischer Betrachtungen gewesen, sogar schon in vordarwinscher Zeit, wie aus der folgenden



Uebersicht der angenommenen Homologien hervorgeht (I, II = erster, zweiter Visceralbogen). Dabei hat REICHERT bereits 1838 diejenige Ansicht vertreten, welche zurzeit die meisten Anhänger zählt. Diese

	Hammer	Amboß	Steigbügel
REICHERT 1838	I, Articulare	I, Quadratum	oberer Teil von II
HUXLEY 1869	I, Quadratum	II, Suprastapediale	II, Sauropsiden-Columella
GEGENBAUR 1870	I, Articulare	I, Quadratum	II, Hyomandibulare
PARKER 1874	I, Quadratum	II, Columella	Labyrinthkapsel (Operculum) der Amphibien
PARKER 1885	I, Articulare	I, Quadratum	Hyomandibulare
KOELLIKER 1884	I, Articulare	I, Quadratum	selbständ. Bildung
DOLLO 1883, BAUR 1888	Extracolumella	Columella der Sauropsiden	
GADOW 1889, 1900	alle zusammen = Columella der Amphibien und = Extracolumella + Columella der Sauropsiden		

Tabelle zeigt, daß manche Forscher mit der Möglichkeit eines Ursprungs der Säuger von Sauropsiden gerechnet haben. Viele Tatsachen beweisen aber, daß die Säuger sich schon früher von der Linie abgezweigt haben, die von beschuppten stegocephalenartigen Amphibien zu den Stammformen der Reptilien führte. Ich habe schon oben (S. 183; **174**) auseinandergesetzt, wie die Urtetrapoden in den Besitz einer Columella, einer Paukenhöhle und eines Trommelfells gelangten. Die Columella hat wahrscheinlich schon als Hyomandibula Erschütterungen der in ihrem Segment gelegenen Statocyste zugeführt, wenn der Kopf dem Boden auflag. Nachdem sie von der Paukenhöhle umgriffen war, konnte sie sich an deren Verschlußmembran anlegen, welches so zum „Trommelfell“ wurde. Hand in Hand damit vollzog sich die Funktionserweiterung der Statocyste zum Gehörorgan. Ohne eine dünne, durch Schallwellen in Schwingungen versetzbare Hautpartie wäre die Columella bedeutungslos geworden und hätte sich rückgebildet. Das ist der Hauptgrund, weshalb ich schon den Urtetrapoden ein Tympanum und Hörfähigkeit zuschreibe. Am MECKELschen Knorpel besaßen sie als Deckknochen nur ein Dentale und hinten medial ein Goniale. Von den Urtetrapoden ab vollzog sich die Differenzierung vermutlich auf folgende Weise:



Bei den recenten Amphibien steht der schalleitende Apparat (**188** B, C, D) im wesentlichen auf derselben Höhe wie bei den Urtetrapoden, abgesehen von den oben geschilderten Rückbildungen innerhalb mancher Gruppen. Die Präsaurier werden den Cotylosauriern nahe gestanden haben, aber ohne ihren plumpen Körperbau und massiven Schädel. Sie waren in mancher Hinsicht noch amphibienartig (drüsenreiche Haut mit Schuppen, zwei Condyli occipitales), aber doch schon echte Landtiere ohne aquatile Jugendformen, mit Krallen, mit kleinen Sinneshaaren auf den Schuppen (vgl. I, S. 310) und mit einem Nervensystem (I, S. 375),

das schon beträchtlich höher stand als dasjenige der Amphibien. Am Unterkiefer kommen zwei neue Deckknochen (Articulare und Angulare) hinzu zur Erhöhung seiner Festigkeit. In dem zu den recenten (188 E) Sauropsiden führenden Seitenzweig kommt zur Columella die Extra-

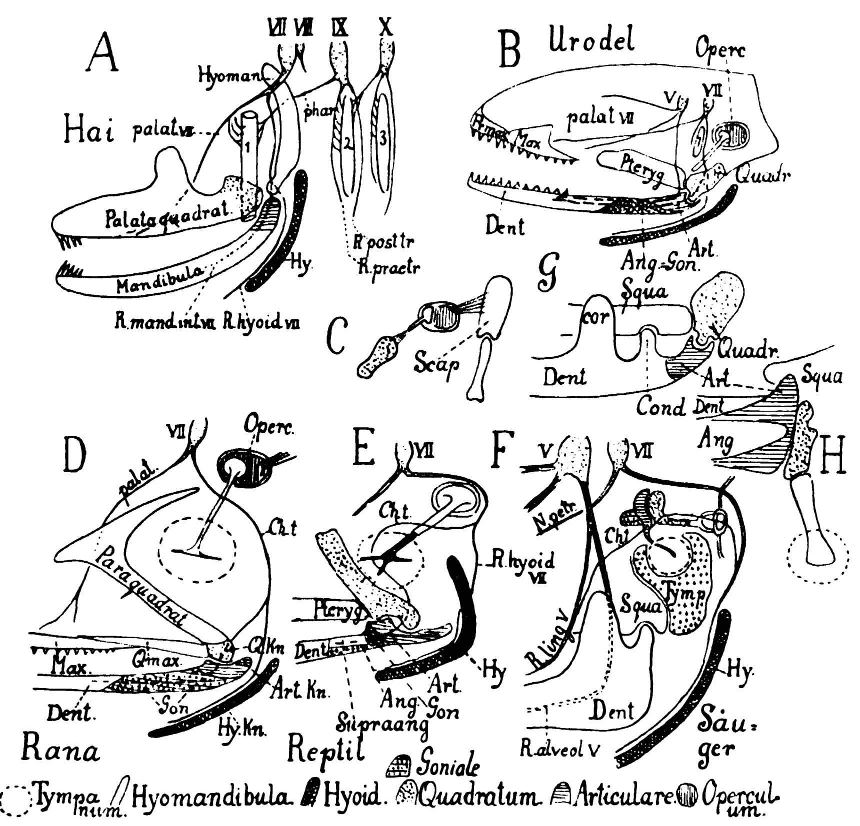


Fig. 188. Schemata der phyletischen Entwicklung der Gehörknöchelchen nach der REICHERT-GEGENBAURschen Hypothese und der Chorda tympani des Facialisnerven. **A** Selachier, **B** Urodel, ursprüngliche Wasseranpassung, jetzt noch bei *Necturus*, **C** Urodel, Landanpassung (*Amblystoma*, *Salamandra*), **D** Rana, **E** Reptil, **F** Säuger, **G** Hypothetische Entstehung des Kiefergelenks der Säuger. *Ang.* Angulare, *Art.* Articulare, *Art.kn.* Articularknorpel, *Ch.t.* Chorda tympani, *Cond.* Condylus, *cor* Processus coronoideus, *Dent.* Dentale, *Gon.* Goniale, *Hy.* Hyoid, *Hyoman.* Hyomandibula, *Max* Maxillare, *N.petr.* N. petrosus superficialis major, *Operc.* Operculum, *palat.* R. palatinus VII. *phar.* Ramus pharyngeus, *Prmax.* Praemaxillare, *Qkn.* Quadratknorpel, *Quadr.* Quadratum, *Qmax.* Quadratomaxillare, *Scap.* Scapula, *Squa.* Squamosum, *Tymp.* Tympanicum, *R.posttr.*, *praetr.* Ramus posttrematicus, praetrematicus, *1*, *2*, *3* Schlundspalten, *V* Trigeminus, *VII* Facialis. **H** Kieferregion des Theriodonten *Cynognathus* (südafrikanische Trias) nach BROOM (etwas verändert hinsichtlich der Lage des Trommelfells, welches BROOM an das Quadratocolumellar-Gelenk verlegt, was ich für unrichtig halte). Orig.

columella, welche sich auch vom 2. Bogen abgliedert. Bei den Säugern entwickelt sich ein neues squamosodentales Gelenk (G, H), wodurch vier Knochen des alten Gelenks frei wurden:

	Articulare	Goniale	Angulare	Quadratum
und sich als	Hammer	Proc. folii	Tympanicum	Amboß

der Columella (Stapes) auschlossen, mit der sie bindegewebig verbunden

waren. Indem die Kaumuskulatur sich verdickte, rückte die Haut weiter vom Schädel ab und die Paukenhöhle dehnte sich aus und umgriff jene Elemente. Das treibende Moment bei der Loslösung der vier hintersten Kieferstücke und der Neubildung eines squamosodentalen Gelenks sehe ich in der Verkürzung der Kiefer, die wieder bedingt wurde durch die Differenzierung des Gebisses. Statt der vielen kleinen Zähne der Urodelen entwickelten sich die vorderen Zähne in eine geringere Zahl größerer, morphologisch und funktionell verschiedenartiger Zähne (Schneide-, Eck-, Backzähne); die hintersten Zähne bildeten sich zurück, wodurch Articulare und Quadratum sich verkleinerten und schließlich abtrennten. GAUPP sieht in den Trommelfellen der Anuren, Sauropsiden und Säuger homoiologe Bildungen, wegen der Unterschiede der Gehörknöchelchen und weil sie bei den Embryonen der ersteren beiden über, der Säuger unter dem MECKELscken Knorpel liegen. Hierin kann ich ihm nicht folgen, denn man muß sonst die sehr unwahrscheinliche Annahme machen, daß die Urtetrapoden noch kein Tympanum besaßen. An den Schädeln vieler Stegocephalen findet sich aber ein „Ohrschlitz“, über dem doch wohl ein Trommelfell saß, und in dem eine Columella bei einigen Arten gefunden ist, wie sie auch von den ältesten Reptilien bekannt ist. Das Trommelfell ist morphologisch und physiologisch bei allen Wirbeltieren so ähnlich, daß kein Grund vorliegt, es polyphyletisch aufzufassen. Es hat immer dieselbe Lage hinter dem Kiefergelenk im Segment des zweiten Schlundbogens. Bei primitiven Säugern liegt es, wie auch das Tympanicum, stark geneigt, bei Monotremen fast horizontal, weil das sich vergrößernde Gehirn die seitlichen Schädelpartien herabgedrückt hat. Das ist kein Beweis gegen die Homologie und ebensowenig der Umstand, daß die Columella der Urtetrapoden ziemlich unverändert auf die Anuren übergegangen ist, während sich bei Sauropsiden eine Extracolumella, bei Säugern Articulare, Goniale und Quadratum angegliedert haben. Jeder Seitenzweig erwarb natürlich seine Besonderheiten.

Der Einwand, daß ein Squamosodentalgelenk nicht neu entstehen konnte, weil dann vorübergehend zwei Gelenke jederseits hintereinander bestanden haben müßten, was die Beweglichkeit des Unterkiefers aufgehoben hätte, läßt sich durch die Annahme beseitigen, daß der Condyloidfortsatz (188 G, *Cond*) zuerst nur zur Stabilisierung des Unterkiefers beim Beißen diente, zu welchem Zwecke vorn die Symphyse entstand. Er schuf sich selbst das Gelenk, indem er sich immer tiefer in das Squamosum einpreßte. Schließlich fiel das hintere Gelenk fort. Eine andere Möglichkeit der Entstehung des neuen Gelenks erschließt BROOM aus dem Befunde des Theriodonten *Cynognathus* (H), bei dem das Dentale fast zum Quadrato-Articulargelenk reicht. Denkt man es sich noch weiter nach hinten verlängert, so konnte es sich, ähnlich wie im hypothetischen Schema G, ein Squamosalgelenk schaffen. Das Angulare soll dabei zum Tympanicum geworden sein.

Die im Vorstehenden behaupteten Homologien bedürfen noch einer näheren Begründung. Dabei sind wir in erster Linie auf die anatomischen Verhältnisse (Lagebeziehungen, Innervierung, Bau) angewiesen, denn über die Ontogenie lauten die Angaben bei den einzelnen Gruppen so verschieden trotz zahlreicher Untersuchungen, daß man vielfache cänogenetische Veränderungen annehmen muß. Der Wirrwarr der Meinungen ist in erster Linie auf sie zurückzuführen, außerdem auf



die Nichtbeachtung der Homoiologien. Die Ueberlegenheit der vergleichend-anatomischen Methode gegenüber der embryologischen bei phylogenetischen Erörterungen tritt hier, wie auch oben bei Besprechung des Ductus endolymphaticus, sehr deutlich zutage. Wir haben auszugehen von den Haien (188 A) unter der Annahme, daß die Präselachier sich ihnen sehr ähnlich verhielten.

1. Paukenhöhle = erste Kiemenspalte (Spritzloch). Beide entstehen ontogenetisch aus der ersten embryonalen Schlundspalte. Die Entwicklung verläuft aber zuweilen (Anuren, Säuger) sehr kompliziert unter Bildung von Nebenräumen, Mitbeteiligung des Rachens u. dgl. Bei *Testudo graeca* beteiligt sich auch die zweite Kiemenspalte am Aufbau der Paukenhöhle. Die Lage ist immer dieselbe, dorsal vom Quadratum und rostral vom zweiten Schlundbogen. Ebenso ist die Innervierung des Spritzlochs und der Paukenhöhle stets die gleiche, nämlich vorn und unten vom R. palatinus VII, hinten und oben vom R. pharyngeus IX (188 A). Dazu kommen beim Cavum tympani an der Hinterwand noch Fasern vom R. pharyngeus X und Sympathicus. Der R. palatinus VII der Haie ist ein vereinigter R. pharyngeus + R. praetrematicus und versorgt die Vorderwand des Spritzlochs und die Schleimhaut des Gaumens (**63**, S. 68; I, **552**, S. 581). Ebenso finden wir, daß bei Anuren und Sauropsiden ein Seitenast des R. palatinus VII an die Vorderwand der Paukenhöhle tritt, während er selbst das primäre Munddach innerviert. Bei den Säugern ist der R. palatinus VII sehr zart, weil dieses Dach sich rückbildet zugunsten des sekundären Gaumens. Er zeigt (188 F) sich hier als N. petrosus superficialis major (I, **553**), der im Ganglion sphenopalatinum eine Anastomose mit dem Trigeminus eingeht, aber vorher Zweige an die Paukenhöhle abgibt. Der R. posttrematicus VII der Selachier zieht hinter dem Spritzloch zum Unterkiefergelenk, wo er sich in einen R. mandibularis internus (188 A) und in einen R. hyoideus spaltet. Dieser R. posttrematicus gibt keine Zweige an die erste Kiemenspalte, tritt aber als Chorda tympani in ganz bestimmte Lagebeziehungen zur Paukenhöhle (s. unten). Der R. pharyngeus IX verläuft nach innen vom Hyomandibulare zur Hinterwand des Spritzlochs der Haie und in gleicher Weise von oben und hinten an die Paukenhöhle aller Tetrapoden. Da die Rami pharyngei X in derselben Weise an ihre Kiemenspalten treten, so ist die Vagusinnervierung der Paukenhöhle wohl darauf zurückzuführen, daß der vorderste dieser Rami nach Rückbildung seiner Spalte sich weiter nach vorn ausbreitete.

2. Hyomandibula = Columella der Amphibien und Reptilien (ohne Extracolumella) = **Stapes** der Säuger. Die ontogenetischen Angaben sind hoffnungslos widerspruchsvoll. Nur für Cöcilier (*Hypogeophis*), das Urodel *Ranidens, Testudo* (Bender), Schlangen (Rathke, Parker), Lacertilier (Versluys) und den Menschen (Broman) wird die Entstehung aus dem oberen Ende des Hyoidbogens, welches dem Hyomandibulare entspricht, angegeben. Siebenmann aber betrachtet den Stapes des Menschen als eine selbständige Bildung, obwohl er zugibt, daß er durch ein „Schaltstück" direkt mit dem vorknorpeligen Zungenbein zusammenhängt. Auch Fuchs bestreitet die hyomandibulare Natur des Stapes für Kaninchenembryonen. Bei Anuren soll die Columella ebenso wie das Operculum aus der Labyrinthkapsel hervorgehen, und dasselbe wird für Sauropsiden (*Emys*, Schlangen) behauptet, deren Extracolumella hyoidalen Ursprungs sein soll. Die Lage entspricht bei den Tetrapoden



immer der des Hyomandibulare, nämlich an der Hinterwand der ersten Schlundspalte und zwischen dem Hauptstamm des Facialis außen und dem R. pharyngeus IX innen (**188** A). Sehr charakteristisch für die hyomandibulare Natur ist, daß die Columella bzw. der Stapes so oft direkt oder indirekt durch Bandmasse bis zum Quadratum reicht: Urodelen (**188** B, C), Schlangen (**179**), Säuger; bei Anuren bis zum Annulus tympanicus, der aus dem Quadratum hervorgeht (**188** D). Diese Beziehung zum Quadratum ist nicht zu verstehen, wenn die Columella nicht ursprünglich ein Kieferträger war. Wozu sollte ein aus der Labyrinthkapsel hervorgegangener Fortsatz sich bis zum Kiefergelenk fortsetzen? Auch die Verwachsung der Extracolumella mit dem Hyoid bei *Sphenodon* (**177**) und diejenige der embryonalen Extracolumella von *Lacerta, Tarentola, Crocodilus, Emys* u. a. mit dem Unterkiefer (**183**) ist aus der ursprünglichen Lage und bindegewebigen Verknüpfung (**172**) dieser Teile verständlich, wenngleich eine Verwachsung wohl als eine erst sekundär eingetretene Stabilisierung zu beurteilen ist Endlich sei darauf hingewiesen, daß eine solche Besonderheit, wie die Durchbohrung der Basis des Knochens durch eine Arteria stapedialis an vier verschiedenen Stellen des Stammbaums, bei Cöcilien, gewissen Geckonen, manchen Vögeln und fast allen Säugern angetroffen wird, also vermutlich eine primitive Eigenschaft darstellt, die bei allen übrigen Amphibien und Reptilien zugunsten größerer Festigkeit verloren gegangen ist. Die Extracolumella halte ich nicht für ein besonderes Element, sondern für das abgegliederte dorsale Ende des Reptilienhyoids. Vielleicht entspricht sie auch dem ventralen Ende des Hyomandibulare, denn sie setzt sich nicht selten (**182**, **184**) mit einem dorsalen Fortsatzbis zum Schädel fort, wie es die Epibranchialia der Kiemenbogen zu tun pflegen. Hierfür spricht, daß sie bei *Crocodilus* (**183**) die zweite Stelle der vierteiligen Anlage des Zungenbeinbogens einnimmt.

3. Articulare = Hammer, Quadratum = Amboß. Hammer und Amboß entstehen ontogenetisch aus dem ersten Kiemenbogen, ersterer aus dem Hinterende des Unterkieferknorpels, welches bei den Nonmammalia zum Articulare wird, letzterer aus dem unmittelbar folgenden Knorpelstück, welches dem Quadratum entspricht. Beide gehen auf dem Vorknorpelstadium ineinander über und liegen vor der ersten Schlundspalte. Ein anderer wichtiger Beweis liegt darin, daß den Säugern ein Articulare und ein Quadratum fehlen würde, wenn man nicht jene Homologie annimmt. Das Quadratum könnte möglicherweise ganz zum Tympanicum geworden sein, nach seiner Ontogenie ist dieses aber ein Deckknochen, und zwar wahrscheinlich das Angulare. Das Articulare hingegen wäre verloren gegangen, was höchst unwahrscheinlich ist. Die Schwierigkeit der Entstehung eines neuen Gelenks bleibt bestehen auch bei Ablehnung jener Homologien. Sie ist gering, wenn man den Unterkiefer der Säuger (Dentale) ableitet von demjenigen der Amphibien, welcher aus Dentale, Angulare, Goniale und Articularknorpel (**188** B, D) besteht, denn letzterer wird zum Hammer und das Goniale zum Proc. folii. Sie ist aber groß, wenn man den Unterkiefer der Säuger auf den der Reptilien zurückführen will, da dieser sich aus Dentale, Operculare (Spleniale), Complementare, Supraangulare, Angulare, Goniale und Articulare zusammensetzt. Das Goniale schließt an das Articulare, mit dem es häufig verwächst, und wird von der Chorda tympani durchbohrt. Für jene Homologie ist von größter Beweiskraft



das Verhalten der Chorda tympani, also des posttrematischen R. mandibularis internus VII. Er zieht stets auf dem kürzesten Wege ohne Abgabe von Nerven zum Kiefergelenk, um dann auf der Innenseite des MECKELschen Knorpels entlang zu laufen unter Anastomosenbildung mit dem R. lingualis des Trigeminus. In den verschiedenen Klassen ist der Verlauf im wesentlichen konstant, wechselt aber je nach der Lage der Facialiswurzel zum Kiefergelenk. Bei Urodelen (**188** B) und Anuren (D) liegt das Gelenk ziemlich weit hinten, daher zieht die Chorda von vorn nach hinten über die Columella bzw. Paukenhöhle hinüber; letztere liegt also prochordal. Bei den Sauropsiden (E) rückt das Gelenk und die Paukenhöhle mehr nach vorn und die Chorda muß von hinten nach vorn laufen, wobei sie sich in das Cavum tympani einsenkt und durch die Extracolumella eigentümlich abgelenkt wird (metachordale Paukenhöhle). Bei *Sphenodon,* Schildkröten, *Alligator* und Vögeln durchzieht sie letztere ungefähr in ihrer Längsachse (amphichordal). Letzteres gilt auch für die Säuger (F), bei denen die Chorda aber nicht zum funktionierenden Kiefergelenk zieht, sondern zum Hammer-Amboßgelenk, ein überzeugender Beweis, daß dieses das frühere Kiefergelenk ist! Dabei liegt die Chorda immer medial vom Processus longus des Hammers, wie bei Nichtsäugern medial vom MECKELschen Knorpel. Als ein letzter Beweis kann das Fehlen eines Musc. depressor mandibulae bei den Säugern gelten, während er bei den Nonmammalia vom Hinterkopf oder Hals entspringt und zum Oeffnen des Mundes am Articulare und Angulare inseriert. Dieser vom Facialis versorgte Herunterzieher kann den Säugern wegen jenes Funktionswechsels nicht zukommen. Ferner zeigt der am Hammer entspringende M. tensor tympani durch seine Trigeminus-Innervation an, daß er aus einem Kaumuskel hervorgegangen sein muß.

V. Ergänzende Mitteilungen über den stato-akustischen Apparat der einzelnen Ordnungen.

Vorstehende Schilderungen sollen im folgenden noch durch einige spezielle Angaben erweitert werden, welche ich zunächst nicht erwähnt habe, um die morphologischen und physiologischen Grundzüge klarer hervortreten zu lassen. Bezüglich des *Amphioxus* möchte ich die Vermutung aussprechen, daß die langen Haare des Infundibularorgans (I, S. 481) zur Orientierung über die Lage, d. h. über oben und unten, dienen, indem sie, wie bei manchen Taschenkrebsen (S. 125), sich gegen die Erde neigen. Hierfür spricht, daß Tiere, die sich in den Sand eingraben, besonders häufig statische Apparate besitzen, damit sie sich nicht zu tief eingraben (s. S. 100), also ist es wahrscheinlich, daß auch der *Amphioxus* ein solches Sinnesorgan besitzt; ferner daß bei der Ascidienlarve (I, **477** *ot*) an derselben Stelle des Gehirnbläschens ein statisches Organ liegt, so daß dasselbe beim *Amphioxus* nicht neu zu entstehen brauchte. Wie bei den Augen des *Amphioxus* näher geschildert werden wird, halte ich die FRANZsche Deutung des Infundibularorgans als eines schattenempfindlichen Apparats nicht für wahrscheinlich.

1. Cyclostomen. Bei *Myxine glutinosa* (**189**) hat das Organ die Gestalt eines breiten Ringes, indem das längliche Labyrinth sich noch nicht in einen Utriculus und einen Sacculus gespalten hat, eine große Macula communis (*mc*) enthält und durch zwei breite Ampullen (*aa, ap*)



in einen halbzirkelförmigen Kanal übergeht. Dieser entspricht dem vorderen und dem hinteren Bogengang, während der äußere vollständig fehlt. Die gemeinsame Endstelle wird vom vorderen (*ra*) und vom hinteren (*rp*) Seitenast des Acusticus versorgt, so daß sie offenbar der ersten Anlage entspricht, aus der sich bei den übrigen Wirbeltieren die drei Maculae entwickeln. In jeder Ampulle verläuft quer eine sensibele Crista (*cra, crp*), die durch Abschnürung aus der Macula communis hervorgeht. Der Ductus endolymphaticus ist kurz. Der Macula communis liegt eine von runden und knolligen Körnern durchsetzte Statolithenmembran auf. Mit Rücksicht auf die phyletische Stellung (vgl. I, S. 573) wird man diese Verhältnisse nicht als primitiv, sondern wie beim Gehirn (I, S. 527) als sekundär vereinfacht durch die halbparasitische Lebensweise im Vergleich mit *Petromyzon* anzusehen haben. *Petromyzon* besitzt eine wesentlich höher stehende Statocyste, welche bei *P. fluviatilis* ca. 3 mm lang und 2 mm hoch und breit ist (**190** A, B und **191** Schema). Das sog. Vestibulum (*v*), der größte Abschnitt des ganzen Organs, entspricht dem Utriculus und wird von Flimmerepithel ausgekleidet. Es wird durch eine senkrechte Furche der medialen Seite (**190** B) in einen vorderen und einen hinteren Teil zerlegt, an die sich ein kleiner ventraler Sacculus (*s*) anschließt. Beide Abteilungen des Vestibulums kommunizieren mit ihm (**191**). Aus dem Vestibulum entspringt vorn und hinten eine Ampulle (*aa, ap*), welche sich in einen halbzirkelförmigen Kanal (A, *ca, cp*) fortsetzt, der dem Vestibulum fest aufliegt und sich mit dem gegenüberliegenden Kanal vereinigt unter Bildung einer großen blasenförmigen Ausstülpung. Diese sog. Commissur (*co*) ist dorsalwärts gerichtet. Sie öffnet sich durch ein großes eiförmiges Loch (A, *apc*) von oben in das Vestibulum. Diese Oeffnung wird etwas eingeengt durch eine von der Außenwand des Vestibulums nach innen vorspringende zapfenförmige Verdickung (A, *cz*) von unbekannter Bedeutung. Der Boden jeder Ampulle geht lateralwärts (*sa*) und medialwärts (*sa'*) in eine zum Vestibularraum gehörige seitliche Abteilung über und erscheint daher dreiteilig (Ampulla trifida, Johannes Müller). Auf der Medialfläche (B) liegt zwischen der Commissur und den Vestibularhälften (*v*) ein dreieckiger Raum mit einer

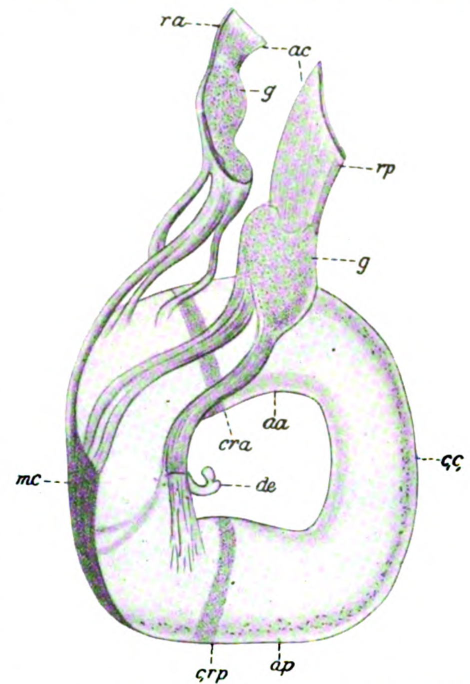


Fig. 189. Statocyste von *Myxine glutinosa*, von oben und innen gesehen, nach Retzius. 18/1. *aa, ap* Ampulla anterior, posterior, *cc* Canalis communis, *cra, crp* Cristae der Ampullen, *de* Ductus endolymphaticus, *g* Ganglion, *mc* Macula communis, *ac* Acusticus, *ra, rp* Ramus anterior, posterior.

Oeffnung, welche sich in einen bis in den Schädelraum hineinreichenden Kanal fortsetzt und hier blind endet. Dieser sog. dorsale Gang enthält an seiner Basis eine cristaähnliche Nervenendstelle. Ich halte

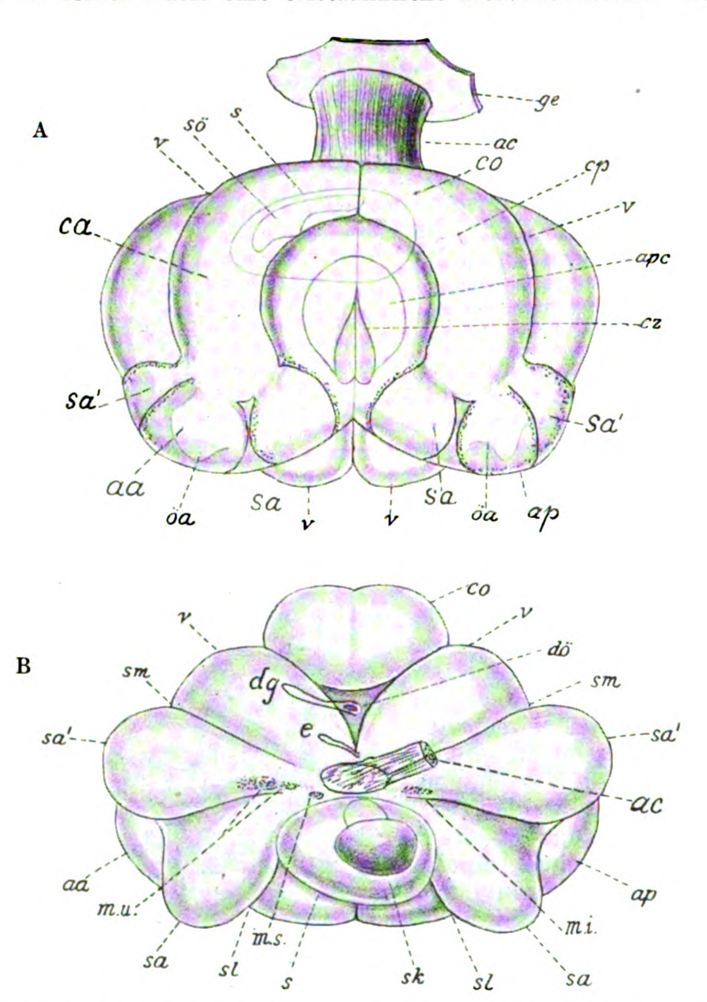


Fig. 190. Statocyste von *Petromyzon fluviatilis* nach RETZIUS, verändert. **A** linkes Organ, von außen und von oben gesehen. **B** rechtes Organ, von innen und von unten gesehen, $^{18}/_{1}$, etwas verändert. Das Gehirn (*ge*) bezeichnet die Richtung medial zur Schädelhöhle. *aa*, *ap* Ampulla anterior, posterior, *ac* Acusticus, *apc* Oeffnung der Commissur (*co*) in das Vestibulum (*v*), *ca*, *cp* vorderer, hinterer halbzirkelförmiger Kanal, die sich in der Commissur (*co*) vereinigen, *cz* Zapfen, *de* Ductus endolymphaticus, *dg* Dorsalgang an der Basis mit der Macula neglecta, *dö* dessen Oeffnung in das Vestibulum, *ge* Gehirn, *m.u.*, *m.s.*, *m.i.* Macula utriculi, sacculi, incerta, *s* Sacculus, *sk* dessen Papille, *sö* dessen Oeffnung in das Vestibulum, *sa* lateraler, *sa'* medialer Seitensack der Ampulle, *sl*, *sm* Sulcus lateralis, medialis, *o* Vestibulum.

diesen Kanal für den Ductus endolymphaticus und das Sinnesepithel für die erste Andeutung einer Macula neglecta, denn diese liegt bei Amphibien (**176**) dicht neben dem Ductus. Etwas ventral und

nach vorn von ihm liegt der sehr kleine Einstülpungskanal, der fälschlich als Ductus endolymphaticus (**190** B, *e*; **191**) bezeichnet wird. Es sind im ganzen 7, wenn man will auch 8 Endstellen des N. staticus (Acusticus) vorhanden (**191**), welche sich von einer ursprünglich gemeinsamen Anlage allmählich abtrennen: je eine Crista in der vorderen und in der hinteren Ampulle; eine dreiteilige Macula utriculi am Eingang des medialen Seitenteils der vorderen Ampulle in den Utri-

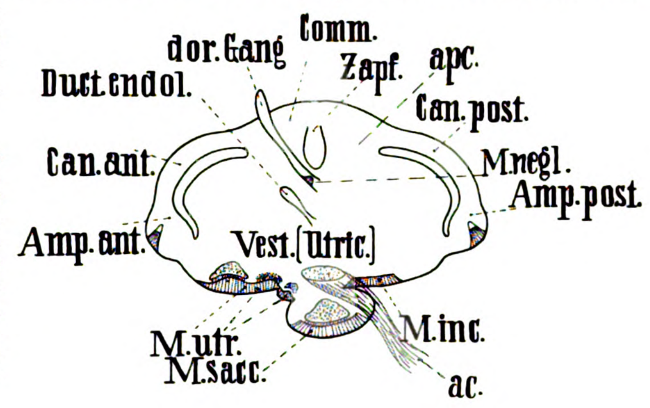


Fig. 191. Schema der Statocyste von *Petromyzon*, von der medialen Seite gesehen und mit Andeutung der Lage der 8 Endstellen des Nervus staticus. Orig. *ac.* Acusticus, *apc.* Oeffnung der Commissur in den Utriculus.

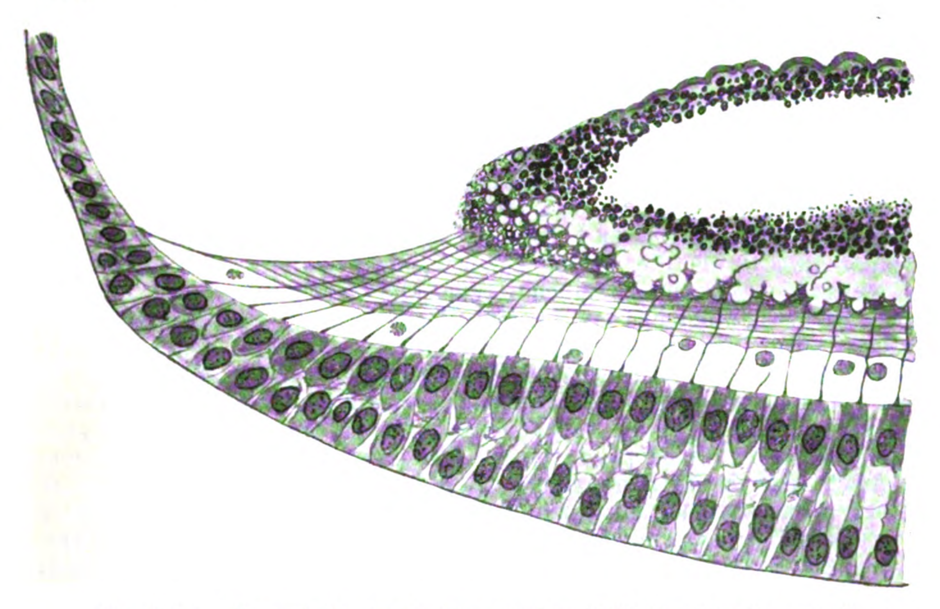


Fig. 191 A. Querschnitt durch den vorderen Teil der Macula utriculi von *Petromyzon fluviatilis*, nach STUDNICKA, ca. $^{500}/_{1}$. Hämatoxylinfärbung, welche die Statoconien stark tingiert.

culus. Der vordere Abschnitt derselben trägt einen Statolithen (Otolithen), der mittlere eine „Statolithenmembran", d. h. eine Schicht freier Kalkkörner in einer gallertigen Grundschicht. Diese Endstelle geht direkt über in eine dritte, welche am Eingang des Sacculus in einer kleinen Grube liegt und ebenfalls einen Statolithen trägt. Sie wird daher als eine Macula sacculi gedeutet. Die mediale Wand des

Sacculus springt zu einer knopfförmigen Endstelle vor, welche der **Papilla lagenae** der Fische entsprechen soll und ebenfalls einen Statolithen besitzt. Mir erscheint es richtiger, eine dreiteilige Mac. utriculi und eine Mac. sacculi anzunehmen, wie in **191** angedeutet ist. Die Statolithen entstehen aus der Verschmelzung von Statoconien, wie **191** A erkennen läßt, so daß es nicht auffallend ist, daß in der Mac. utriculi beide Stadien nebeneinander liegen. Noch weniger sicher ist die Deutung der beiden letzten Maculae. Die Macula incerta im medialen Nebenraum der hinteren Ampulle (*M.inc.*) wird zuweilen als homolog der Macula neglecta angesehen, weil sie vom Ramus posterior des Nerven versorgt wird. Ich erblicke, wie schon gesagt, die Mac. neglecta in der kleinen Endstelle an der Basis des Dorsalganges und halte die Mac. incerta für eine Neubildung. Als Vorläuferin der **Papilla basilaris** der Amphibien kann man sie schwerlich ansehen, weil diese allen übrigen Fischen fehlt, wohl aber als eine solche der **Papilla lagenae**. Die Endstellen zeigen den charakteristischen Aufbau der Vertebraten: Sinneszellen mit langen Haaren, die sich distal membranartig verflechten, vielleicht auch bis in die Statoconienschicht hineinragen, und zwischen ihnen Stützzellen mit tiefer gelegenen Kernen. Sie scheiden vermutlich die Gallertmasse aus, welche die Macula bedeckt. Die kalkhaltige Endolymphe dringt in sie ein, und der Kalk fällt als runde, häufig geschichtete Kugeln von Punktgröße bis 15 μ aus. Durch Verschmelzung solcher „Statoconien" entstehen die „Statolithen", welche bei *Petromyzon* einen gallertigen Kern zeigen. Die Statocyste von *Petromyzon* steht demnach auf höherer Stufe als diejenige von *Myxine,* da der Sacculus sich vom Vestibulum abgesondert und die ursprüngliche Macula communis sich in alle die verschiedenen, für Wirbeltiere charakteristischen Endstellen gespalten hat, mit Ausnahme der Crista lateralis. Bei allen Cyclostomen fehlt der äußere Bogengang, welcher ja auch bei den übrigen Wirbeltieren ontogenetisch später auftritt als die beiden anderen. Der vordere und der hintere Bogengang liegen in derselben Ebene, eine Erscheinung, welche ebenfalls in der Ontogenie der übrigen Wirbeltiere wiederkehrt (**156**). In diesen zwei Tatsachen kommt der primitive Charakter des Labyrinths der Cyclostomen zum Ausdruck. Das einheitliche Labyrinth von *Myxine* ist als eine sekundäre ontogenetische Hemmungsbildung zu deuten, welche den ursprünglich vorhandenen Sacculus unterdrückte, wie auch die Teilung der Macula communis. Für diese Gattung ist weiter eigentümlich, daß beide Bogengänge oben ineinander übergehen, ohne in einen Sinus superior einzumünden; vielleicht spricht sich auch hierin ein sekundärer Zustand aus, welcher durch die halbparasitische Lebensweise erworben wurde. Der Canalis communis (**189** *cc*), durch den beide Kanäle distal zusammenhängen, wäre dann als ein Sinus superior anzusehen, welcher sich von dem übrigen Utriculus abgeschnürt hat, wie Aehnliches auch bei Selachiern am hinteren Bogengang eingetreten ist.

2. Selachier. Bei diesen Fischen zeigt das Labyrinth teils primitive, teils eigenartig spezialisierte Verhältnisse. In ersterer Hinsicht ist besonders bemerkenswert (E. H. Weber 1820), daß der vom Sacculus aus entspringende Einstülpungskanal, der irrtümlich sog. Ductus endolymphaticus, dauernd sich auf der Rückenfläche des Hinterkopfes fast median und dicht vor der Querverbindung der Seitenlinien. nach außen öffnet (**86** *De*). Von *Rhina*, einem primitiven Rochen, wird angegeben, daß das Labyrinth Sandkörner statt der Kalkkonkremente



enthält. Bei *Chimaera* (**192**) steigt der Kanal gerade empor, während er bei Haien (**193**) und noch mehr bei den Rochen (**194**) etwas unter der Haut sich mit der Konvexität nach vorn einknickt und blasenartig erweitert. Er ist von Statolithenbrei erfüllt. Nach JAEKEL (Paläont. Z. 5, 1922, 22) soll eine solche äußere Oeffnung auch den silurischen Panzerfischen von Oesel zukommen. Die spezielle Differenzierung spricht sich in der Tendenz aus, die einzelnen Teile des Labyrinths möglichst voneinander abzusondern; sie ist bei *Chimaera* nur im geringen Grade,

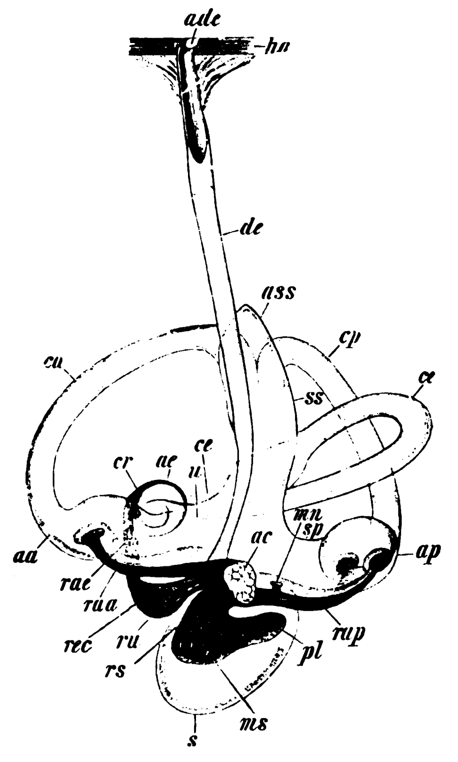


Fig. 192. Labyrinth von *Chimaera monstrosa*, von innen gesehen, nach RETZIUS. *aa, ae, ap* Ampulla anterior, externa, posterior, *ac* N. acusticus, *ass* Apex sinus utriculi, *ca, ce, cp* Canalis anterior, externus, posterior, *cr* Crista, *de* Ductus endolymphaticus, *ade* dessen Oeffnung in der Haut (*ha*), *mn, ms, mu* Macula neglecta, sacculi, utriculi, *pl* Papilla lagenae, *raa, rae, rap* Ramulus ampullae ant., ext., post., *rec* Recessus utriculi (der Hinweisstrich ist zu kurz, er müßte da enden, wo die Bogengänge *aa* und *ae* zusammenstoßen), *ru* Ramulus recessus, *s* Sacculus, *sp* Sinus utriculi posterior, *ss* Sinus utriculi superior, *u* Utriculus.

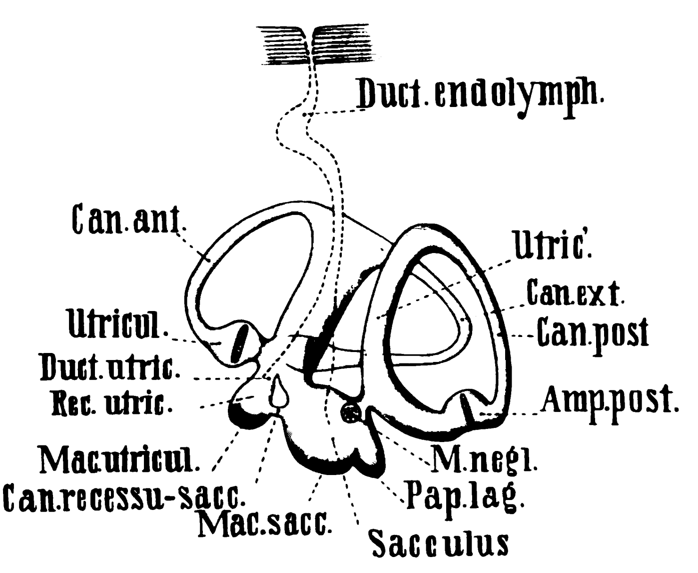


Fig. 193. Labyrinth von *Scyllium*, von innen gesehen. In Anlehnung an RETZIUS, schematisch.

stärker bei den Haien und am weitgehendsten bei den Rochen ausgeprägt. Den Chimären (**192**) fehlt noch eine Lagena, wenngleich die Macula sacculi (*ms*) einen Fortsatz bildet, welcher offenbar der Vorläufer der Papilla lagenae (*pl*) ist. Die Haie (**193**) haben eine kleine Lagena, deren Endstelle noch mit der Macula sacculi zusammenstößt, während bei den Rochen (**194**) die große Lagena eine selbständige Endstelle aufweist. *Chimaera* ist auch insofern primitiv, als die knorplige Gehörkapsel mit der Schädelhöhle in offener Verbindung steht. Es stehen also im Bau des Labyrinths die Meerkatzen der Ausgangsform am nächsten, während die Rochen am weitesten von ihr sich entfernen, was auch in manchen anderen Organen wiederkehrt. Die Tendenz zur Abspaltung kommt bei Chimären und Haien (**192, 193**) darin zum Ausdruck, daß der Recessus utriculi mit der Macula utriculi, aber ohne die Ampullen, sich vom Utriculus abschnürt und mit diesem nur noch durch eine Oeffnung kommuniziert, welche sich bei den Rochen (**194**) zu einem Kanal (Ductus utriculi) verlängert. Merkwürdigerweise steht der Recessus auch durch einen Canalis recessu-saccularis mit dem Sacculus in Verbindung, was wohl beweist, daß in ihm ein Teil des Sacculus enthalten ist. Bei *Zygaena* spaltet sich infolge dieser Abschnürung der Ductus endolymphaticus in einen Hauptgang zum Sacculus und in einen kleineren Gang zum Recessus. Während bei *Chimaera* der nach oben gerichtete Teil des Utriculus noch einheitlich ist und nur durch einen kleinen zipfelförmigen Anhang (*ass*) auffällt, hat sich bei Haien und Rochen seine hintere Portion (*Utric'*) abgeschnürt, und verleiht dadurch dem hinteren Bogengang eine ringförmige Gestalt. Er hängt dann neben der Macula neglecta durch eine Oeffnung (**193**) oder durch einen Kanal (**194**, *Duct. can. post.*) mit dem Binnenraum zusammen. Endlich hat sich bei den Rochen der Sacculus vollständig vom Utriculus getrennt, wodurch das ganze Labyrinth in vier nur durch Kanäle zusammenhängende Abschnitte zerfällt. Welchen Nutzen diese räumliche Sonderung der einzelnen Regionen gewährt, wird am Schlusse dieses Kapitels erörtert werden.

3. Die Ganoiden unterscheiden sich im Bau des Labyrinths nicht wesentlich von den Knochenfischen. Bei *Acipenser* ist die Lagena äußerlich noch nicht vom Sacculus abgesetzt, obgleich die Macula sacculi und die Papilla lagenae deutlich getrennt sind. Die doppelte Macula neglecta liegt am Boden des Utriculus, der durch einen Kanal mit dem Sacculus verbunden ist. Bei den Knorpelganoiden sind die Statolithen bröckelig wie bei den Haien, bei den Knochenganoiden haben sie schon eine feste Beschaffenheit wie bei den Knochenfischen.

4. Die Teleostei zeigen in den verschiedenen Familien eine erstaunliche Mannigfaltigkeit, ohne daß bis jetzt der Versuch gemacht wäre, sie auf biologische Momente zurückzuführen. Fig. **195** von *Exocoetus* mag als ein Beispiel gelten. Der Sinus superior utriculi läuft nach oben häufig in einen kleinen Blindsack (*apx*) aus. Der Sacculus ist nicht selten (*Zeus*) nicht viel kleiner als der Utriculus, manchmal übertrifft er ihn bedeutend (*Gobius, Trachinus*). Die Lagena ist bei *Esox, Exocoetus* (**195**) kaum abgegrenzt; bei *Pagellus, Scomber, Clupea* groß, taschenförmig und bei *Gadus, Lophius, Raniceps* flaschenförmig, mit schmaler Röhre einmündend. Die Bogengänge sind von sehr verschiedener Länge; z. B. sehr lang und schmal bei *Cyclopterus, Zeus, Exocoetus* (**195**) und umgekehrt sehr kurz und breit bei den Lophobranchiern. Bei den letzteren sind Utriculus und Sacculus kaum



voneinander gesondert, während die meisten Physostomi und die Plectognathi (*Ostracion, Tetrodon*) einen Kanal zwischen beiden Abteilungen aufweisen. Endlich gibt es viele Knochenfische, bei denen sie zwar dicht nebeneinander liegen, aber dennoch nicht mehr miteinander kommunizieren. So die Acanthopteri außer *Gasterosteus*, unter den Pharyngognathi *Labrus, Belone, Exocoetus* (195) und unter den Anacanthini *Gadus, Rhaniceps, Solea*. Eine kleine, häufig doppelte Macula neglecta kann am Boden des Utriculus vorhanden sein (die meisten Acanthopteri und Physostomi), kann aber auch fehlen (Anacanthini, Plectognathi, Lophobranchii). Eigentümlich verhält sich der Einstülpungskanal bei den Knochenfischen. Er verschwindet sehr bald an der Anlage des Labyrinths, und der vom Sacculus ausgehende

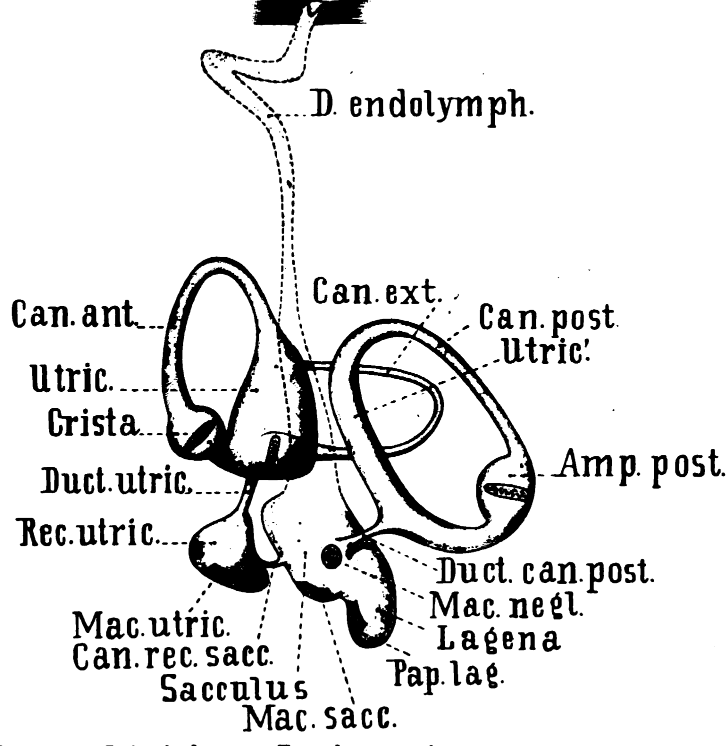


Fig. 194. Labyrinth von *Torpedo*, von innen gesehen. In Anlehnung an Retzius, schematisch.

Ductus endolymphaticus (195 *d. end.*) ist eine Bildung eigener Art, welche bei *Salmo* erst 20 Tage später aus dem Bläschen durch Abschnürung oder Ausstülpung entsteht und bei vielen Arten auch vollständig fehlt.

Mit einigen Worten sei hier der Verbindung des statischen Apparats mit der Schwimmblase gedacht, welche einigen Knochenfischen eigentümlich ist und sich daraus erklärt, daß die vom Vagus reichlich innervierte Schwimmblase nicht nur hydrostatisch wirkt, sondern auch zur Druckempfindung dient. Bei manchen Cypriniformen (Cypriniden, Cobitiden, Siluroiden) spannen sich die „Weberschen Knöchelchen“ zwischen dem Vorderende der Blase und dem Utriculus aus,

während bei Clupeiden sich die Blase nach vorn in einen Kanal verlängert, der sich kurz vor dem Labyrinth in zwei Gänge spaltet, die beide mit einer Erweiterung enden. Die äußere von ihnen liegt im Squamosum, die innere im Prooticum und letztere legt sich eng an den perilymphatischen Raum und kann ihre Druckschwankungen dadurch auf die Endolymphe übertragen. Da die Schwimmblase der Clupeiden durch einen besonderen Gang postanal ausmündet, kann das Gas bei plötzlichem Ueberdruck entweichen. Bei Mormyriden soll eine Verbindung der Schwimmblase mit der Endolymphe bestehen, was wenig wahrscheinlich ist.

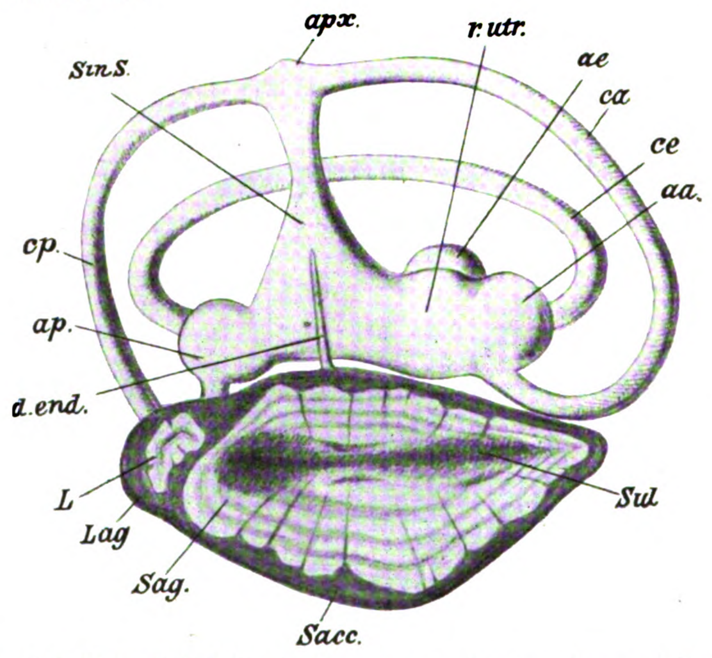


Fig. 195. Linkes Labyrinth von *Exocoetus*, von innen gesehen, nach Entfernung der inneren Wand des Sacculus. *apx.* kleiner Anhang am Sinus superior (*SinS.*) des Utriculus, *L* Statolith der Lagena, *r.utr.* Recessus utriculi, *Sag.* Sagitta (Randpartie des großen Statolithen des Sacculus, *Sul.* mediane Furche desselben. Andere Buchstaben wie in Fig. 190. Nach Tschernoff.

5. Dipnoi. Der Recessus utriculi hat sich mit der Macula vollkommen von dem eigentlichen Utriculus abgeschnürt, öffnet sich aber in den Sacculus, so daß er durch den Canalis utriculosaccularis indirekt auch mit dem Utriculus zusammenhängt. Es zeigt sich hier eine Eigentümlichkeit, die wir in ähnlicher Weise schon bei Selachiern kennen lernten. Da im übrigen der Utriculus einheitlich bleibt, ergibt sich eine gewisse Aehnlichkeit mit *Chimaera*. Die Lagena ist äußerlich noch nicht abgegliedert, und eine besondere Papilla lagenae wird, wenigstens bei *Ceratodus*, vermißt. Am Boden des Utriculus liegt eine ungeteilte Macula neglecta. Von den Bogengängen ist nur der äußere ziemlich lang. Die Statolithen bestehen aus feinsten Kristallen. Wie schon früher hervorgehoben wurde (I, S. 539, **515**), legt sich der Ductus endolymphaticus nach neuerer Darstellung als eine selbständige Ausstülpung des Labyrinths mit vielen Divertikeln dem Plexus der Rautengrube

an, wodurch vermutlich ähnlich wie bei Anuren und Geckonen ein Kalkreservoir für das Knochenwachstum geschaffen wird. *Ceratodus* hat einen kurzen Ductus und einen großen Saccus endolymphaticus, aber ohne Divertikel.

6. Amphibien. Ein Fortschritt gegenüber den Fischen zeigt sich darin, daß die knorpelige Gehörkapsel (**176**) medialwärts geschlossen ist, abgesehen von einigen Poren für den Stato-acusticus, für den Ductus endolymphaticus und den Ductus perilymphaticus. Der letztere tritt uns hier zum ersten Male entgegen. Im perilymphatischen Gewebe findet sich auf der Außenseite des Sacculus und unteren Utriculus ein großer Hohlraum (Spatium sacculare), der vor dem ovalen Fenster einen kanalförmigen Nebenraum (Ductus fenestrae vestibuli) bildet. Er setzt sich an seinem oberen Ende in den Ductus perilymphaticus fort, welcher zwischen Pars neglecta und Pars basilaris des Sacculus sich nach innen und unten erstreckt und am

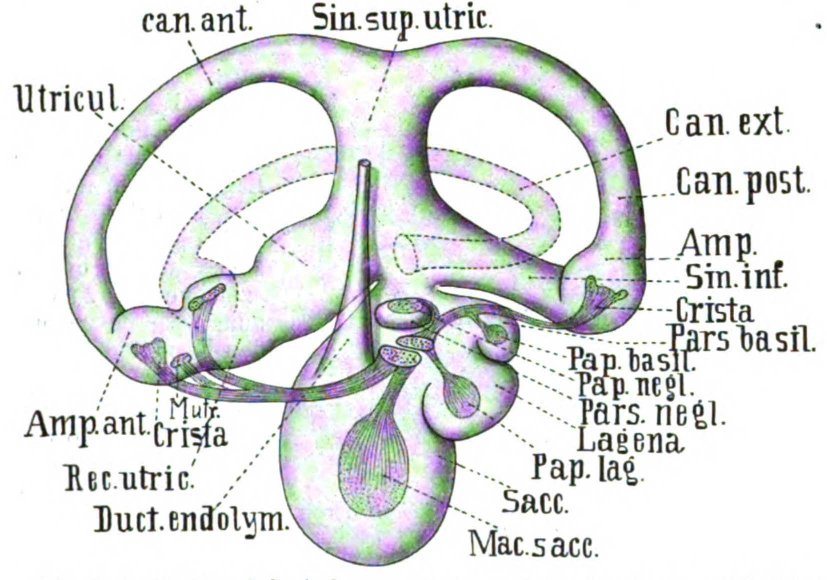


Fig. 196. Rechtes Labyrinth von *Rana esculenta* von innen, nach Retzius, etwas schematisch. *M.utr.* Macula utriculi.

Boden der Gehörkapsel sich in die Schädelhöhle öffnet. Dicht daneben liegt das Foramen jugale, in dem sich eine bindegewebige Membran ausspannt, die als Membrana tympani secundaria bezeichnet wird. Sie entspricht aber nicht der gleichnamigen Membran der Amnioten, denn sie grenzt nicht an die Paukenhöhle (vgl. **178** *For. jugulare ext.*, **158** bei *10*). Ein Seitenraum des Ductus perilymphaticus grenzt an eine sehr dünnhäutige Stelle der Pars basilaris, an die sog. Membrana basilaris, auf die ich gleich zurückkomme. Dieser Recessus basilaris ist bei Anura viel größer als bei Urodelen. Sehr eigenartig verhält sich der Ductus endolymphaticus dadurch, daß er in der Schädelhöhle (abgesehen von den Cöciliern, welche einen Saccus nur als Embryonen haben) sich zu einer großen, mit Kalkkonkrementen gefüllten Blase (Saccus endolymphaticus) er-

weitert. Bei den Anuren verschmelzen die linke und die rechte Blase über und unter dem Gehirn miteinander, so daß das Hinterhirn von einem Ring umgriffen wird (**176**). Der dorsale Abschnitt setzt sich in einen unpaaren Blindsack fort, welcher über dem Rückenmark den ganzen Wirbelkanal durchzieht und mit den Spinalnerven nach außen tretend die sog. Kalksäckchen neben der Wirbelsäule an den Spinalganglien bildet. Es handelt sich wohl um Kalkreservoire, die in noch nicht bekannter Weise zum Stoffwechsel, vielleicht zur Bildung der Knochen in Beziehung stehen. Die Fähigkeit des Labyrinthepithels zur Ausscheidung von Kalk hat sich hier in einer neuen, exzessiven Weise geäußert. Dieses Epithel bildet in den Säckchen zusammengesetzte tubulöse Drüsen, aus deren Sekret die Kalkkristalle hervorgehen. Besonders reichlich finden sie sich bei Kaulquappen, was auf eine Beziehung zur Knochenbildung hinweist. Die Bogengänge (**196**) sind meist kurz und niedrig, die Macula neglecta liegt bei manchen Urodelen schon auf dem Boden des Utriculus neben der in den Sacculus führenden Oeffnung. Bei anderen und bei den Anuren hat sie noch die ursprüngliche Lage im Anfangsteil des Sacculus bewahrt und liegt in einer als Pars neglecta bezeichneten Ausstülpung. Sie besitzt unter den Urodelen bei *Onychodactylus* und bei allen Anuren eine Membrana tectoria, dient daher in diesen Fällen wohl zum Hören. Die Amphibien sind besonders wichtig, weil sich an ihnen stufenweise die Entstehung der Papilla basilaris verfolgen läßt, welche bei den Amnioten zum Cortischen Organ wird. Die Lagena ist immer deutlich abgesetzt. Bei niederen Urodelen (*Proteus*, *Menobranchus*, *Amphiuma*) enthält sie nur eine sensible Endstelle, die Papilla lagenae. Bei den höheren Schwanzlurchen (*Siredon*, *Onychodactylus*, *Cryptobranchus*, *Salamandra*, *Triton*) hat sich von ihr eine Papilla basilaris abgetrennt, welche so genannt wird, weil sie nach oben an die Basis des Sacculus rückt; sie liegt aber noch innerhalb der Lagena. Endlich bei den **Anuren** hat sich die Region der Papilla basilaris als besondere Ausstülpung von der Lagena gesondert, und diese dickwandige Pars basilaris (**176**, **196**) besitzt an der Medianseite eine sehr dünne Epithelstelle, die eben erwähnte Membrana basilaris, durch die eine Uebertragung von Wellenbewegungen der Perilymphe auf die Endolymphe stattfinden könnte, falls solche Wellen

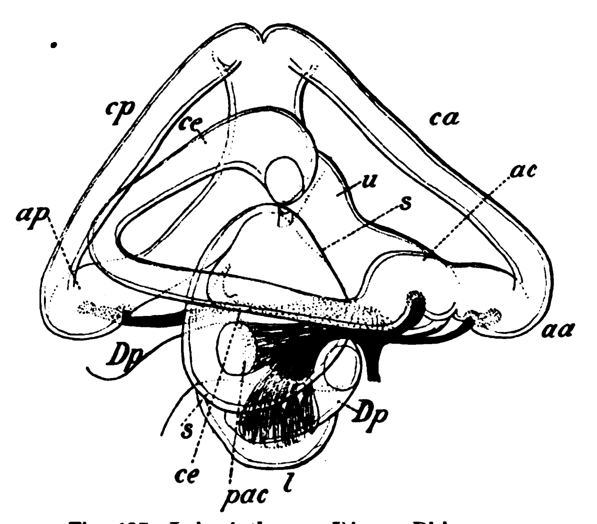


Fig. **197**. Labyrinth von *Vipera Rhinoceros*, von außen gesehen, nach Retzius. *Dp* Ductus perilymphaticus (Teil des perilymphatischen Raumes, welcher die Membrana basliaris begleitet), *pac* Papilla acustica basilaris. Andere Bezeichnungen wie in Fig. **192**.



durch den sehr gewunden verlaufenden D. perilymphaticus überhaupt bis hierher vordringen. Jene dünne Stelle würde dann physiologisch der Basilarmembran des Cortischen Organs entsprechen. Die Sinneszellen der Papilla basilaris unterscheiden sich aber dadurch von dem Cortischen Organ, daß sie nicht dieser dünnsten Stelle aufsitzen, sondern sie sitzen zwischen ihr und dem Eingang der Pars basilaris; da nun die Lateralwand des unteren Sacculus ebenfalls sehr dünnwandig ist, so können hier die Wellen der Perilymphe des Spatiums auf die Endolymphe des Sacculus übertragen und zur Papilla basilaris und Macula neglecta weitergeleitet werden. Diese beiden besitzen allein eine Membrana tectoria und dürften daher zum Hören

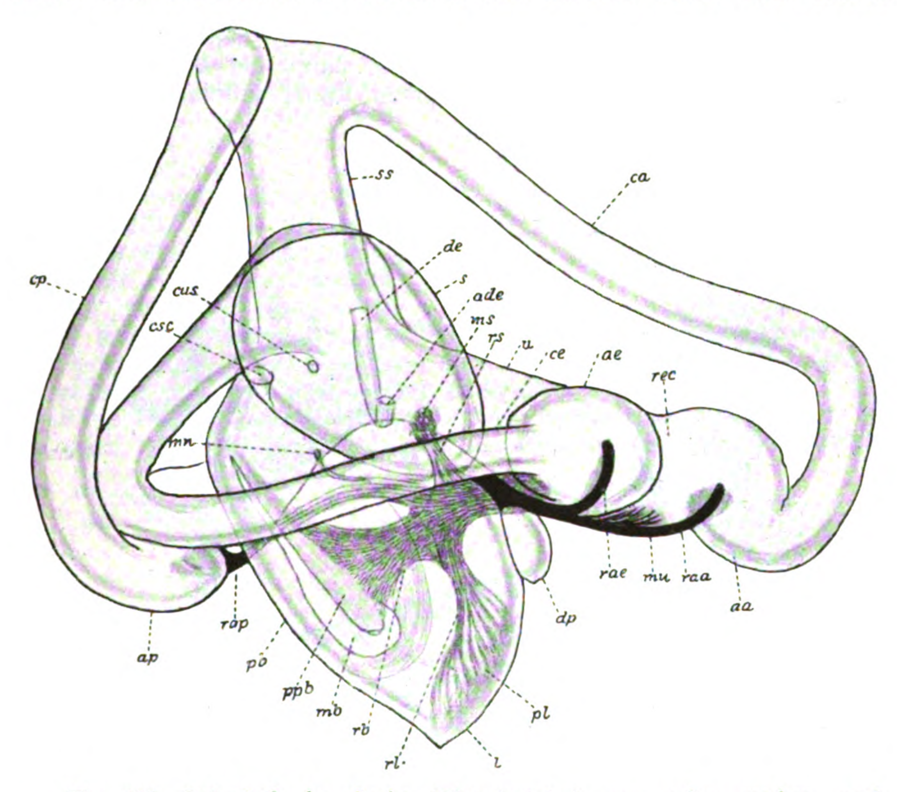


Fig. 198. Labyrinth des Gecko (*Platydactylus*), von außen gesehen, nach Retzius. *csc* Canalis sacculocochlearis. Sonstige Bezeichnungen wie früher.

dienen. Zum Unterschied von den Statolithenmembranen ist die Membrana tectoria rein cuticular, nicht verkalkt, und da sie mit ihrer Basis federnd aufgehängt ist und an ihrer Fläche von den Sinneshaaren durchsetzt wird, kann sie leicht mitschwingen und die Sinneszellen reizen (vgl. **165** vom *Alligator*, wo aber infolge schlechter Konservierung die Verbindung mit den Sinneszellen aufgehoben ist).

Das Labyrinth der **Cöcilier** (*Ichthyophis*, *Siphonops*) schließt sich an dasjenige der Urodelen an, jedoch ist der Sacculus außerordentlich groß und enthält eine sehr große halbmondförmige Macula mit Statoconien (beim Embryo mit Statolith). Die Macula neglecta hat sich geteilt;

ihre eine Portion liegt wie gewöhnlich am Boden des Utriculus, während die andere noch in dem Anfangsteil des Sacculus verblieben ist. Beide werden von Statoconien bedeckt, nicht von einer Membrana tectoria, was auch für die in einer Ausbuchtung gelegene Papilla basilaris gilt. Eine Hörfähigkeit kann also nicht angenommen werden, wie ich gegen SARASIN behaupten möchte. Die Labyrinthkapsel ist knöchern.

7. Reptilien. Bei Schildkröten und Schlangen bleibt das Labyrinth auf einer niedrigen Stufe stehen und erinnert namentlich bei ersteren (**157** C) durch die niedrige langgestreckte Gestalt an dasjenige der Urodelen. Der Sacculus ist meist groß, bei *Python* sogar sehr groß und steigt dann neben dem Utriculus in dem Ring des äußeren Bogenganges empor (**197**). Die Macula sacculi ist bei Cheloniern auffallend lang. Sacculus und Utriculus stehen nur durch ein kleines Foramen oder bei Schlangen durch einen kurzen Kanal miteinander in Ver-

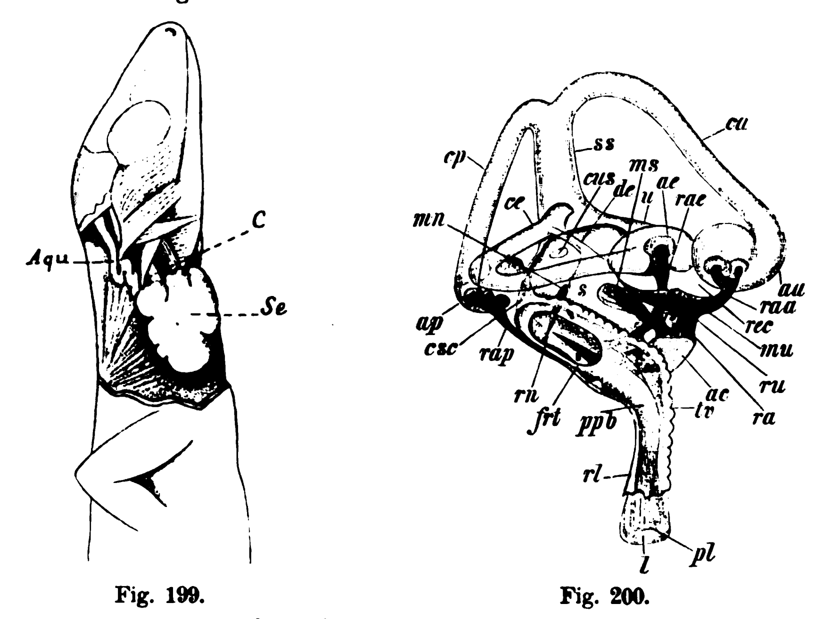


Fig. 199. Fig. 200.

Fig. 199. Ductus endolymphaticus (*Aqu*) von *Phyllodactylus europaeus* nach WIEDERSHEIM. *Se* Kalksack, *C* der zum Dach der Mundhöhle ziehende Sack.

Fig. 200. Rechtes Labyrinth von *Alligator mississippiensis*, von außen gesehen, nach RETZIUS. *frt* Foramen für den Eintritt der Scala tympani, *tv* Tegmentum vasculosum. Andere Bezeichnungen wie früher.

bindung. Die Lagena (*l*) ist deutlich abgesetzt und enthält eine obere Papilla basilaris s. acustica (*pac*) und eine untere Papilla lagenae. Die erstere sitzt auf einer sehr verdünnten Wand, und da sich ein durch Bindegewebe abgegrenzter Teil des perilymphatischen Raums, der uns von den Amphibien her bekannte Ductus perilymphaticus (*Dp*), dieser Stelle eng anschließt, so kann sie, mit größerer Wahrscheinlichkeit als bei den Anuren, als eine zur Schallübertragung dienende Membrana basilaris bezeichnet werden.

Bei den Familien der Saurier ist das Labyrinth recht verschiedenartig gebaut. Die Lagena ist meist groß, wodurch der Sacculus nach

oben gedrückt wird und neben dem Utriculus liegt (198). Der Ductus endolymphaticus erfährt dadurch eine eigentümliche Umbiegung, ehe er in die Schädelhöhle übertritt und hier mit einem geräumigen Saccus (178) endet. Bei Geckonen (*Phyllodactylus*) wird derselbe so groß, daß er sich außerhalb des Schädels unter der Haut vor dem Schultergürtel als ein lappiger Sack ausbreitet (199), von dem ein Blindsack (*C*) sich bis zum Dach der Mundhöhle fortsetzt. Bei einer anderen Art (*Ascalobotes mauritanicus*) verschmelzen die im Schädel liegenden beiderseitigen Säcke und geben Ausläufer ab, welche bis in die Orbita eindringen. Außerdem bilden sie ein Säckchen jederseits hinter dem Schädel und breiten sich von hier aus zwischen Schädel und Mundhöhle aus. Alle diese Hohlräume sind von Statolithenbrei erfüllt. Vom Utriculus der Saurier führt eine kleine Oeffnung in den Sacculus, welche sich bei *Egernia* in einen langen Kanal ausgezogen hat. Die Bogengänge sind meist von mittlerer Länge. Bei *Chamaeleo* sind sie kurz und breit, bei *Iguana* umgekehrt sehr lang und schmal, namentlich der vordere Kanal. Die weitere Entwicklung des eigentlichen Gehörorgans läßt sich bei Sauriern sehr schön verfolgen. Bei manchen Gattungen (*Phrynosoma,*

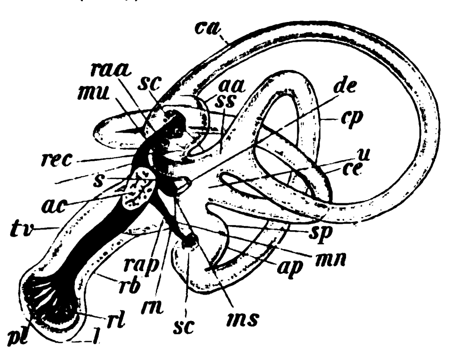


Fig. 201. Labyrinth von *Turdus musicus* von innen gesehen, nach RETZIUS. Bezeichnungen wie früher.

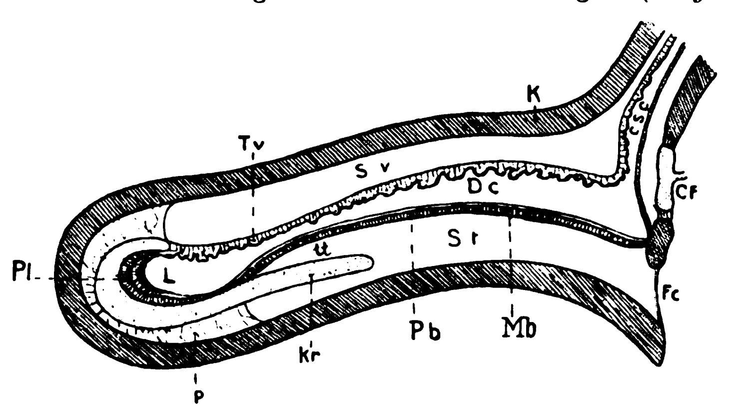


Fig. 202. Schema der Vogelschnecke nach SATOH. *L* Lagena, *Sv* Scala vestibuli, *St* Scala tympani, *Dc* Ductus cochlearis, *tt* Blindtasche der Scala tympani, *p* perilymphatischer Raum, *Cf* Columellafußplatte (Fenestra vestibularis), *Fc* Fenestra cochlearis, *csc* Canalis sacculo-cochlearis, *Kr* Knorpelrahmen, *K* Knochenkapsel, *Mb* Membrana basilaris, *Pl* Papilla lagenae mit Statolith, *Pb* Papilla acustica basilaris mit Membrana tectoria, *Tv* Tegmentum vasculosum.

Pseudopus, Anguis) stehen die Membrana basilaris und die zugehörige Endstelle als kleine Gebilde noch auf derselben Stufe wie bei den Schlangen (197 *pac*). *Lacerta* und *Psammosaurus* zeigen die Membran und die Papille etwas verlängert, aber in zwei Teile zerfallen. Bei

Iguana sind sie einheitlich, aber lang geworden. Endlich bei *Acontias*, *Platydactylus* (**198** *pb*, *ppb*) und noch mehr bei *Plestiodon* und *Egernia* haben sie eine lange, schmale Gestalt angenommen und leiten damit über zu den Krokodilen. Bei diesen haben sich die Lagena und die Pars basilaris zusammen zu einem langen, etwas spiralig gebogenen Gang ausgestülpt, welcher als Schnecke oder Ductus cochlearis bezeichnet wird (**200**). In dem blinden Ende derselben liegt noch eine Papilla lagenae (*pl*). Der Boden (*ppb*) mit den Sinneszellen spannt sich zwischen den Wänden des knöchernen Labyrinths aus, und das Epithel der Schnecke wird an einer Stelle durch eingelagerte Blutgefäße zu einem Tegmentum vasculosum (**200** *tv* und **165** *v*). Durch die Verwachsung mit den Seitenwänden des knöchernen Labyrinths zerfällt der perilymphatische Raum in eine obere Scala vestibuli und eine untere Scala tympani (**165** *sv*, *st*); es haben sich also alle die für die Schnecke der Säuger wesentlichen Verhältnisse angelegt. Durch die Entwicklung der Schnecke

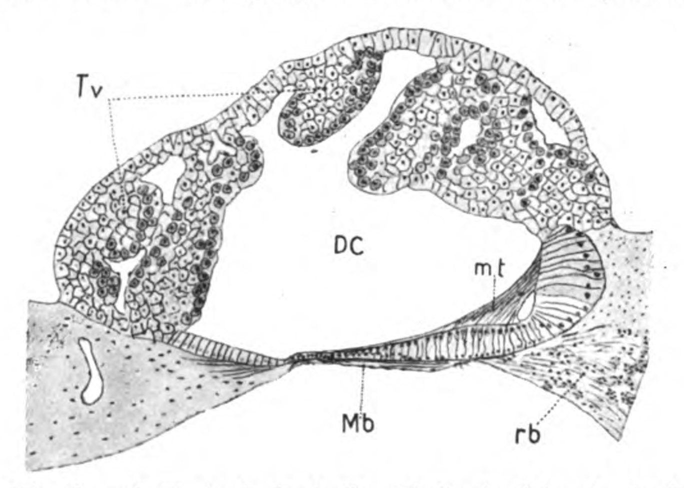


Fig. **203**. Querschnitt durch die basilare Partie der Schnecke der Ente nach Satoh. *DC* Ductus cochlearis, *Mb* Membrana basilaris, *mt* Membrana tectoria, *rb* Nervenfasern, *Tr* Tegmentum vasculosum.

erfährt der Sacculus eine Verkleinerung. Ein weiterer Fortschritt prägt sich bei den Sauropsiden in dem Auftreten einer Fenestra cochleae aus, welche von einer Membrana tympani secundaria verschlosen wird. Sie fehlt freilich noch den Schlangen, Schildkröten und auch manchen Vögeln (Gans). Wie oben erwähnt wurde, ist die gleichnamige Bildung der Anura (**176**) etwas anderes. Bei den Sauriern und unabhängig von ihnen bei gewissen Vögeln und Säugern hat sich diese Einrichtung ausgebildet, welche wenigstens bei Säugern der Perilymphe auszuweichen gestattet, sobald der Stapes im Foramen vestibuli auf sie drückt. Aus **178** ist ersichtlich, daß der Ductus perilymphaticus sich zu einem Saccus erweitert, ehe er in die Schädelhöhle sich öffnet. Dabei lehnt sich dieser Saccus im Foramen jugulare externum dicht an die Schleimhaut der Paukenhöhle und bildet so eine Membrana tympani secundaria. Dieses Foramen hat seinen Namen von der Vena jugularis interna erhalten, welche ursprünglich durch dieses Loch aus

der Schädelhöhle austrat, auf späteren phyletischen Stadien sich aber rückbildete. Das Foramen wird dadurch zur Fenestra cochleae. Ob die Membran schon bei den Sauriern zum Druckausgleich dient, bleibe dahingestellt angesichts der in nächster Nähe liegenden Oeffnung des

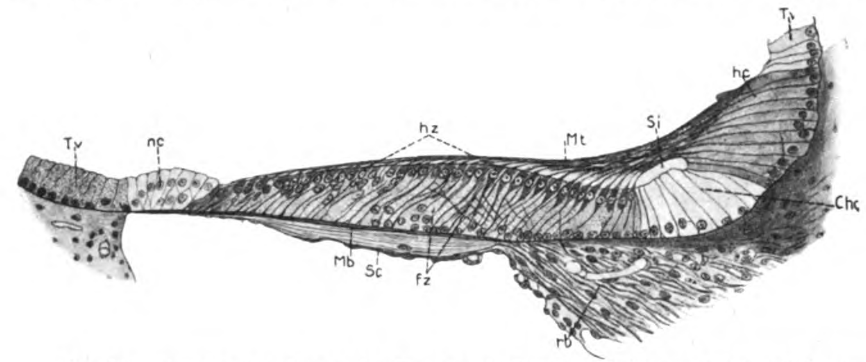


Fig. 204. CORTIsches Organ der Ente nach SATOH. *Tv* Tegmentum vasculosum, *hc* homogene Zellen, welche die Membrana tectoria (*Mt*) ausscheiden. In diese verflechten sich die Haare der Haarzellen (*hz*), *nc* niedrige Zellen, *Mb* Membrana basilaris, *Sc* Belegzellen der Scala tympani, *fz* Fadenzellen des Hörepithels, *rb* Nervenfasern, *Si* leerer Raum, welcher dem Sulcus spiralis internus der Säuger entspricht, *Chc* lange hyaline Zylinderzellen.

Saccus in den Schädelraum. Endlich tritt bei Krokodilen zum erstenmal ein echter Musculus extracolumellaris stapedius (**182**) auf, welcher das Trommelfell anspannt und vom dorsalen und hinteren Rande desselben zum Schädeldach emporsteigt. Bei den Sauriern ist er durch eine elastische Sehne (**178**) angedeutet, welche von der Extracolumella zum Schädel läuft.

8. Vögel. Die vorderen und hinteren Bogengänge verhalten sich insofern eigentümlich, als ihre ampullenlosen Enden sich überkreuzen vor der Einmündung in den Sinus superior (**201**). Die Schwimm-

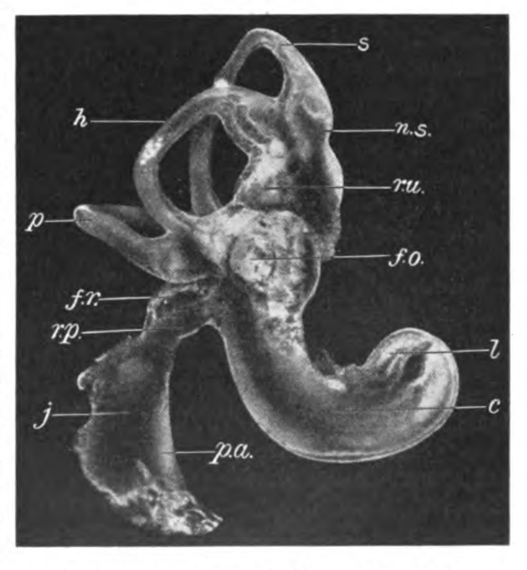


Fig. 205. Labyrinth von *Echidna aculeata* nach GRAY. *c* Cochlea, *f.o*, *f.r* Fenestra ovalis, rotunda, *j* Vena jugularis, *l* Lagena, *n.s* Ampulle des vorderen Bogenganges, *p.a* Aquaeductus perilymphaticus, *r.p* Recessus perilymphaticus, *r.u* Recessus utriculi, *s* oberer (vorderer), *p* hinterer, *h* horizontaler Bogengang.

vögel zeigen diese Besonderheit weniger ausgeprägt als die anderen Vögel. Der Utriculus mündet durch ein Loch in den kleinen Sacculus, der wiederum durch einen kurzen Canalis reuniens (**202** *csc*) mit der langen, etwas spiralig gekrümmten Cochlea sich verbindet. Ihr blindes Ende

erweitert sich etwas zur Lagena. Die Basilarmembran (*Mb*) dehnt sich fast in ganzer Länge der Schnecke aus und liegt eingespannt in einem Knorpelrahmen (*Kr*), welcher sich an das knöcherne Labyrinth (*K*) anlegt. Die hier aufsitzende Papilla basilaris (*Pb*) hat einen ähnlichen Bau (**204** *hz*) wie bei den Krokodilen (**165**), die Härchen der Sinneszellen reichen dauernd in die Membrana tectoria hinein, da deren Fasern an den Verschlußleisten der Epithelzellen sich anheften. Ihre Kerne liegen im distalen verbreiterten Teil der Sinneszellen, zwischen die sich schmale Stützzellen (*fz*) einschieben. Die sensible Region wird beiderseits eingefaßt von hellen Zellen (*nc*, *Chc*). Die Zellen der Membrana tectoria sind hoch und homogen. Daher ist der hier liegende Hohlraum (*Si*) viel kleiner als bei den Säugern (**167**). Das gegenüberliegende Tegmentum vasculosum (*Tv*) bildet große, weit in den Schneckenkanal hineinreichende Epithelhöcker, welche von Pigmentzellen und Blutgefäßen durchsetzt sind (**203**). Die Fasern der Basilarmembran verlaufen schräg und leicht S-förmig gebogen in einer gelatinösen Grundsubstanz. Beim Papagei sind ca. 1200 vorhanden, welche an der Basis der Schnecke 0,28, in der Mitte 0,41, am distalen Ende 0,50 mm lang sind. Rasche Veränderungen in der Länge kommen aber nur an den beiden Enden vor, während sie in dem größten mittleren Abschnitt nur sehr wenig in der Länge differieren. Für die Helmholtzsche Resonanztheorie sind diese Tatsachen nicht günstig, zumal die Fasern nicht stark gespannt sind. Sie durchsetzen nämlich nicht die ganze Membran, sondern ein schmaler Streifen längs des nervenfreien Knorpels ist frei von ihnen. Der Musc. tensor

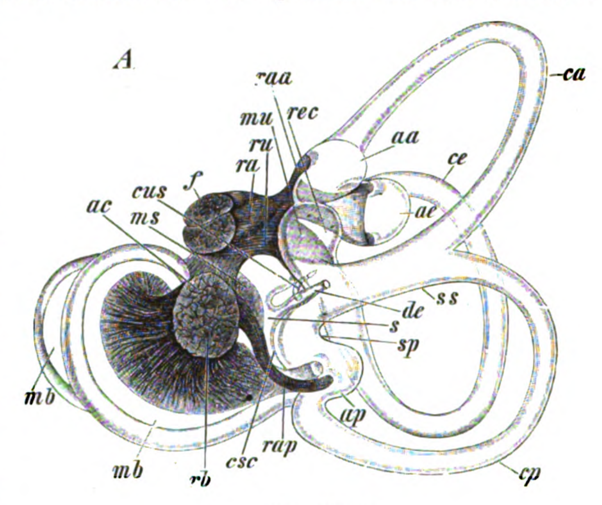


Fig. 206 A.

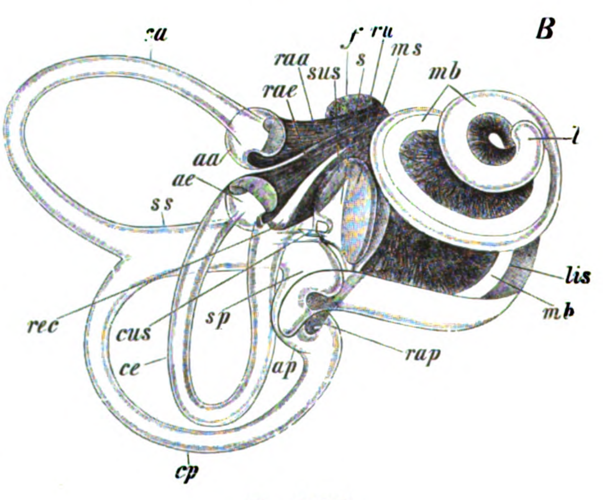


Fig. 206 B.

tympani (**184**) tritt von außen und von der Hinterwand des Schädels her an die Innenfläche des Trommelfells und inseriert am Endkopf der Extracolumella. Er wird vom Facialis versorgt und seine Kontraktion bewirkt eine Spannung des Trommelfells und gleichzeitig eine Bewegung des Stapes nach außen, also eine Verminderung des Drucks auf die Perilymphe. Aus seiner Lage geht hervor, daß er mit dem Musc. stapedius der Krokodile (**182**) und der Säuger (**186**) nicht identisch ist, sondern eine eigene Bildung darstellt.

9. Die früher erwähnten für die **Säuger** charakteristischen Verhältnisse seien hier noch einmal kurz zusammengefaßt. Die Schnecke ist in den verschiedenen Ordnungen von verschiedener Länge und damit wechselt auch die Zahl der Windungen: *Echidna* (**205**) $^1/_2$ Windung;

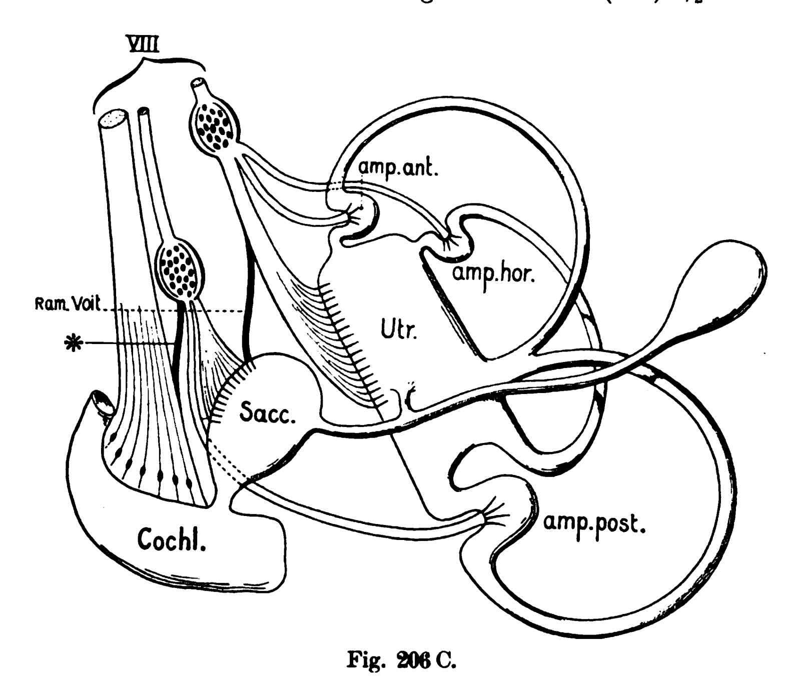


Fig. **206** C.

Fig. 206. Labyrinth von *Lepus cuniculus*. **A** von innen, **B** von außen. Nach RETZIUS. *f* Facialis, *lis* Ligamentum spirale, *sus* Sinus utricularis superior. Andere Bezeichnungen wie **190**, **192**. **C** Schema der Verästelung des Statoacusticus nach OORT. * Der Seitenast vom R. saccularis zum R. cochlearis.

Igel, Hamster, *Phocaena* $1^1/_2$; andere Wale 2, Kaninchen (**206**) $2^1/_2$; Katze und Mensch (**158**) fast 3, Rind $3^1/_2$; *Coelogenys paca* 5. Damit geht eine Zunahme der Länge der Membrana basilaris Hand in Hand, welche bei allen Säugern ein echtes CORTIsches Organ trägt. Die Papilla lagenae fehlt, ebenso die Macula neglecta. Der Ductus endolymphaticus entspringt an dem Canalis utriculo-saccularis (**206** A, *cus*) und besitzt daher anscheinend eine gegabelte Wurzel. Die Paukenhöhle öffnet sich durch eine lange Tuba Eustachii in den Rachen. Es sind drei Gehörknöchelchen und zwei Muskeln derselben vorhanden. Durch die tiefe Lage des Trommelfells entsteht ein langer äußerer Gehörgang, an den sich meist eine

Ohrmuschel

anschließt. Diese wird von einer Netzknorpelplatte gestützt, welche in das Knorpelrohr des Ganges übergeht, das sich aus einer Anzahl von in der Mitte verwachsenen, mit den freien Enden zusammengebogenen Bügeln, ähnlich wie in der Luftröhre, zusammensetzt. Die phylo- und ontogenetische Herkunft des Ohrknorpels ist noch nicht aufgeklärt, da die für *Echidna* behauptete Entstehung aus dem Hyoidbogen sich nicht bestätigt hat. *Ornithorhynchus* besitzt eine große Knorpelplatte fast ohne Einschnitte, welche sich zu einem Rohr zusammenbiegt, aber nicht über das Niveau der Haut vorspringt, so daß von einer Muschel nichts

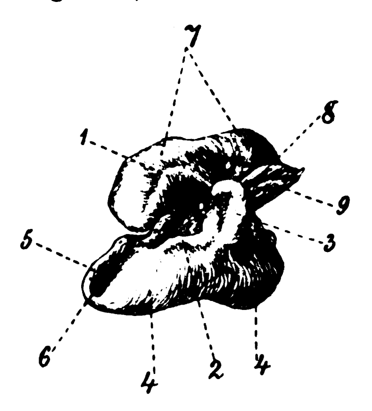


Fig. 207. Der linke „Schalltrichter" des Tympano-Perioticums von *Delphinus delphis*, von außen gesehen, nat. Gr. Nach BÖNNINGHAUS. *1, 2, 3* obere, untere und hintere Wand des Trichters. Der weiße Punkt in der Tiefe ist die Spitze des Processus Folianus. *4, 5* äußere und innere Lippe der Bulla tympanica, *6* Spalt für die Tuba Eustachii, *7, 8* Petrosum, *9* Processus posterior bullae.

zu sehen ist. Durch Muskeln soll der Eingang verschließbar sein, um das Eindringen von Wasser zu verhüten. Man wird hierin und in dem Fehlen der Muschel wohl eine sekundäre Anpassung sehen dürfen. Bei *Echidna* sieht man bei manchen Individuen einen großen queren Wulst vor dem spaltförmigen Eingang zum Gehörgang als letzten Rest (s. unten) einer Muschel. Die unter der Haut liegende

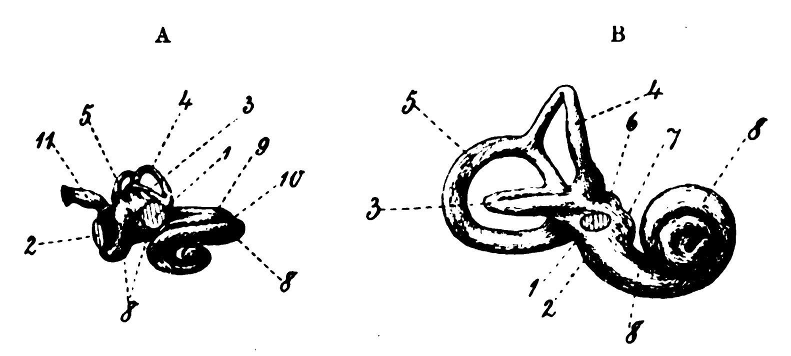


Fig. 208. Metallausguß des knöchernen Labyrinths A von *Phocaena*, B vom Menschen von außen, $^{2}/_{1}$, nach BÖNNINGHAUS. *1* Fenestra ovalis, *2* Fenestra rotunda, *3, 4, 5* äußerer, vorderer, hinterer Bogengang, *8, 9* Schnecke, *10* Einschnitt zwischen den Scalen für die Lamina spiralis secundaria, *11* Aquaeductus cochleae.

Concha-Platte bildet am Hinterrande einen Vorsprung (Tragus), der im Leben nach vorn umgebogen ist (211), während die zahlreichen Zacken des darauffolgenden Knorpelstreifens sich zusammenbiegen und den Gang umgreifen. Bei den viviparen Säugern kann man in der Regel nur 7 zackige oder lappige Vorsprünge am Vorderrande (sog. Anterons) und ebensoviele Posterons am

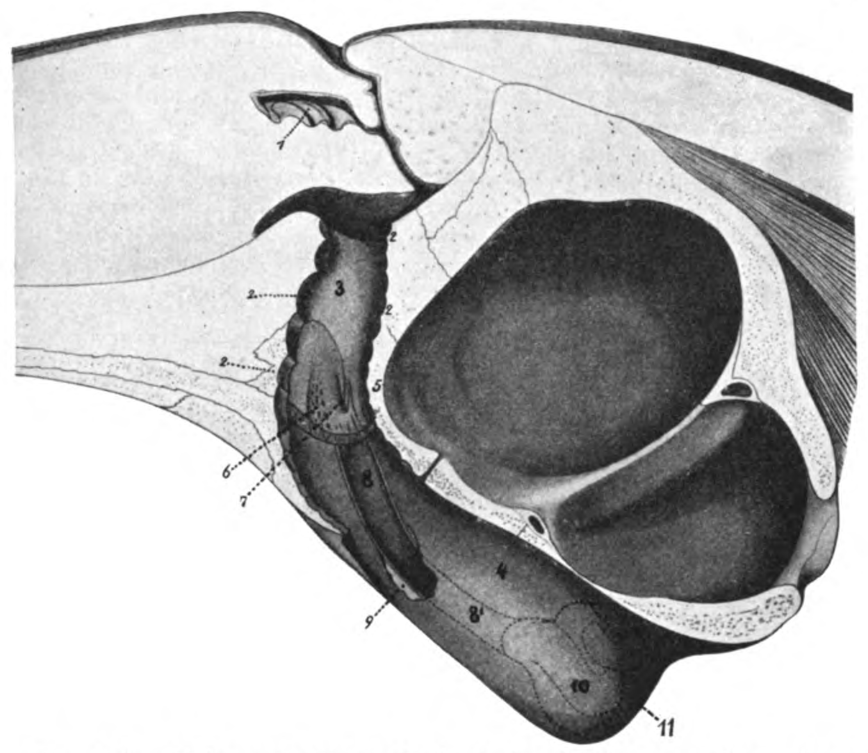


Fig. 209. Medianer Sagittalschnitt durch den Schädel einer 125 cm langen *Phocaena*. Das knöcherne Septum des Nasen- und Rachenrohrs ist reseziert, der Rachenschlauch bis auf sein oberstes Stück entfernt. Nach BÖNNINGHAUS. *1* Spritzsack der Nase, *2* reseziertes Nasen- und Rachenseptum, *3* knöch. Nasenrohr, *4* knöch. Rachenrinne, in welcher der Rachenschlauch lag, *5* Präsphenoid, *6* oberstes Ende des Rachenschlauchs, *7* Rachenöffnung der Tuba Eustachii (*8*, *8'*), *9* Fenestra pterygoidea, *10* Tympano-Perioticum, *11* Processus basi-occipitalis.

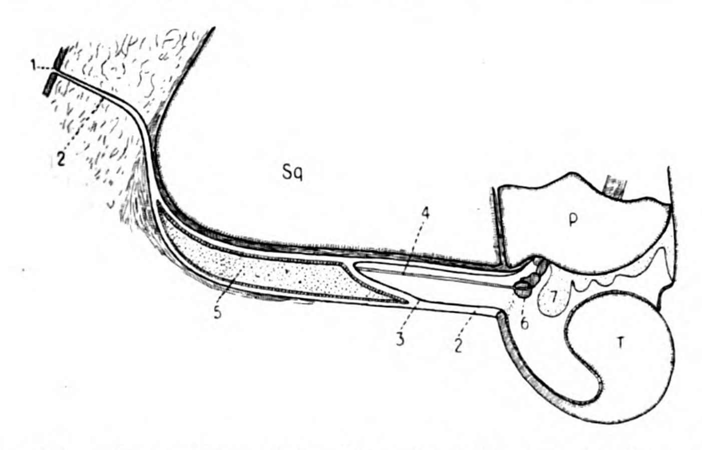


Fig. 210. Schematischer Schnitt durch das Gehörorgan der Bartenwale nach HANKE. *1* äußere Gehöröffnung, *2* Membranöser Gehörgang, *3* Trommelfell, *4* Bändchen, welches das Trommelfell mit dem Hammer verbindet, *5* Sekretpfropf, *6* Gehörknöchelchen, *7* Schleimhautverdickung der Paukenhöhle, *P* Perioticum, *T* Tympanum, *Sq* Squamosum.

Hinterrande unterscheiden, die durch Einschnitte getrennt von Art zu Art sehr verschieden ausgebildet sein können. Sie werden vom Gehörgang gegen die Spitze gezählt. Die ersten drei Anterons und Posterons gehören zum Gang, die übrigen und die Concha zur äußeren Muschel. Posteron 4 entspricht dem Tragus (**212** bei *9*) des Menschen, Posteron 6 dem Antitragus. Neben Anteron 6 kommt sehr häufig eine Querfalte (Plica principalis) des Knorpels auf der Konkavseite der Muschel vor, welche uns beim Menschen in dem sog. Crus inferior anthelicis (**212** bei 6) entgegentritt. Bei den unterirdisch oder im Wasser lebenden Arten ohne äußere Muschel (s. weiter unten) ist

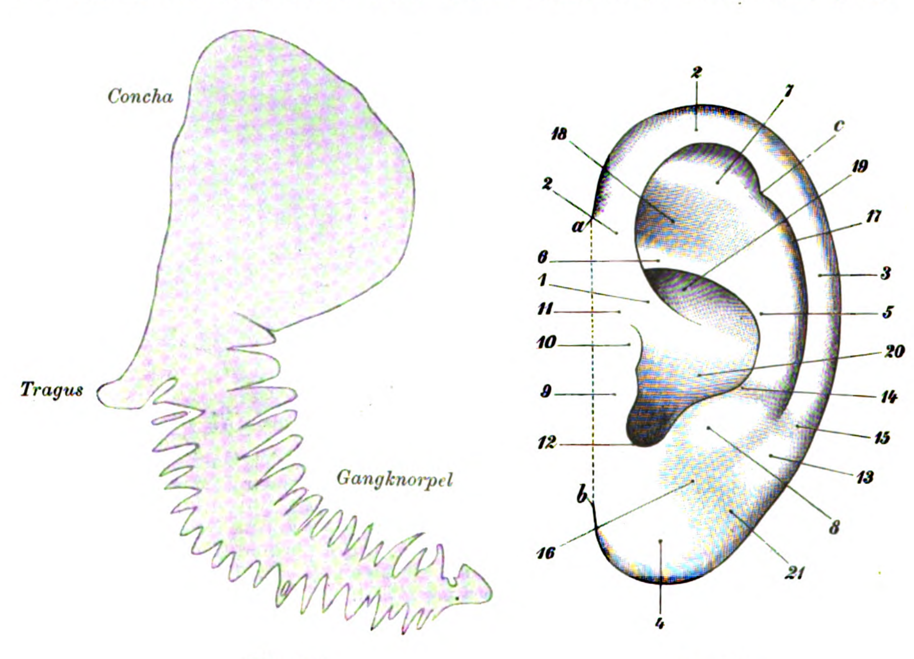


Fig. 211. Fig. 212.

Fig. 211. Entrollter Ohrknorpel von *Echidna* nach Boas. Oben die Conchaplatte, deren Hinterrand mit dem Tragus nach links gerichtet ist. Die gezackte Platte bildet zusammengerollt den Knorpel des Ganges.

Fig. 212. Menschliches Ohr nach Schwalbe. *a*, *b* Ohrbasis, *c* Darwinsche Spitze. *1* Crus helicis, *2* aufsteigende vordere Helix, *3* absteigende hintere Helix, *4* Ohrläppchen, *5* Anthelix, *6*, *7* Crus inferius. superius anthelicis, *8* Antitragus, *9* Tragus, *17* Fossa navicularis (scaphoidea), *18* Fossa triangularis, *19* Cymba conchae, *20* Eingang zum Gehörkanal.

der Gangknorpel immer vorhanden, während der Muschelknorpel mehr oder weniger reduziert unter der Haut liegt oder fehlt (Wale). Bei vielen Säugern ist ein proximales Stück des Gangknorpels abgetrennt als eine selbständige Cartilago annularis, zuweilen noch ein zweites. Bezüglich der ungemein wechselnden **Formen des äußeren Ohrs** muß ich mich auf folgende Angaben beschränken. Die Vertiefung der Muschel wird meist von einer vorderen und hinteren Längskante (**217**, 1 *v*, *h*) begrenzt, welche den Vorder- bzw. den Hinterrand innen begleiten. Beim Menschen liegen beide Linien vorn und hinten dicht nebeneinander und erzeugen so einen umgekrempelten

Rand, der auch für die Menschenaffen (**217**, 11) und die Gattung *Cebus* (**217**, 10) sehr charakteristisch ist. Die vordere Längskante verbreitert sich meist proximal, am Eingang zum Gehörkanal häufig unter Bildung eines Höckers mit den Knorpel Anteron 6 (**217** a_6), und ihm schließt sich ventral ein vorspringender Höcker, der Tragus, an, welcher bei manchen Fledermäusen (**213**) sehr lang wird, beim Menschen **212**, *9*) und vielen anderen Säugern klein bleibt (**217** *t*); er gehört eigentlich schon zum Hinterrand, denn in ihm steckt die Knorpelspitze Posteron 4. Ihm gegenüber liegt am Hinterrand der Antitragus (Posteron 6), der meist groß ist, wenn der Tragus klein ist (**212**, *8*), und umgekehrt (**213**). Der Gehöreingang wird von oben durch die schon erwähnte Querfalte (**217** *pl*) überdeckt, welche bei Beutlern (*Macropus*, *Perameles* [**217**, 2]), beim Igel und bei *Lagomys* doppelt ausgebildet sein kann. Sehr lange Ohren (*Sciurus*, Fledermäuse) zeigen oft eine ganze Anzahl Querfalten. Viele Carnivoren (*Canis*, *Nasua*, *Hyaena*, *Martes*) tragen am Hinterrande proximal eine Hauttasche (**217**, 5 *ta*), welche von

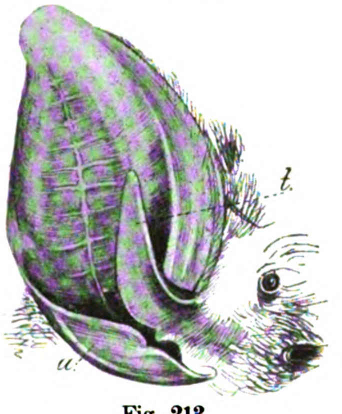


Fig. 213.

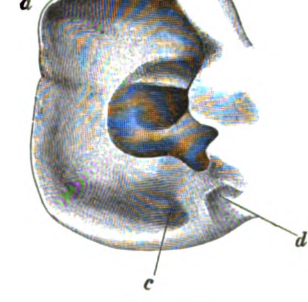


Fig. 214.

Fig. 213. Rechtes Ohr von *Vespertilio murinus* nach Dobson. *a* Antitragus, *t* Tragus.

Fig. 214. Ohr von *Cercopithecus cynosurus* nach Schwalbe. *a* Spitze der Hinterkante, *b* Ohrspitze, *c* unteres Ende der Fossa navicularis, *d* Area lobularis.

Knorpel gestützt wird, eine, wie es scheint, bedeutungslose Eigentümlichkeit, die wohl aus der Verbreiterung der Hinterkante hervorgegangen ist. Bei den Huftieren sind Tragus und Antitragus meist sehr klein und die Konkavfläche der Muschel trägt zur Stütze drei oder vier häutige Längsfalten [**217**, 6], aber keine oder nur eine sehr kleine Querfalte, die häufig mit langen Haaren besetzt sind. Bei manchen Haustierrassen (Teckel, Jagdhunden, Schweinen, Kaninchen) kann die Ohrspitze nach vorn überfallen und den Eingang mehr oder weniger verdecken. Solche „Hängeohren“ sind so unpraktisch, daß sie als eine Entartung angesehen werden müssen, die nur infolge der Domestikation sich hat halten können. Ich sehe darin eine embryonale Hemmung, ein Stehenbleiben auf früher ontogenetischer Stufe (**222**). Die Ohren der Elefanten sind ganz anderer Art, denn bei ihnen hat sich der Hinterrand enorm verbreitert und nach unten in eine Spitze verlängert. Die Reliefverhältnisse der Ohrmuschel lassen sich vielfach zur Beurteilung der systematischen und verwandtschaftlichen Be-

ziehungen verwerten. Man vergleiche z. B. die ganz verschiedenen Ohren einer Spitzmaus und einer Wühlmaus (**217** 3, 4). Das menschliche Ohr stimmt mit demjenigen der Catarrhinen (**214**, **217**, 9) und platyrrhinen Affen darin überein, daß vom Antitragus eine hohe Falte, die Anthelix (**212** bei *5*), im nach vorn offenen Bogen zur Querfalte (bei *6*) emporsteigt. Bei *Homo* und den Neuweltsaffen *Cebus* (**217**, 10), *Mycetes*, *Hapale* geht die Anthelix (*ah*) in die Querfalte (*pl*) über, während sie bei den Altweltsaffen (*Macacus* [**217** 9], *Cynocephalus*, *Cercopithecus* [**214**]) und den Anthropoiden (**217** 11) über der Querfalte verläuft. Eine weitere Uebereinstimmung zwischen dem Menschen und jenen Platyrrhinen besteht in der Rundung des Dorsalrandes und in der Umkrempelung der Ränder. Diese beiden Merkmale finden sich auch bei Anthropoiden, unter denen der Schimpanse (**217** 11) wohl das menschenähnlichste äußere Ohr hat, obwohl es relativ größer und am Hinterrande nur oben eingerollt ist. Bei ihm, dem Orang, und dem Gorilla kommt auch eine Andeutung des Ohrläppchens vor, das in seiner Größe eine spezifisch menschliche Bildung ist. Weiter stimmt das Menschenohr mit dem der Altweltsaffen darin überein, daß Anteron 6 (**217** 9, 11, a_6) sich nach hinten fortsetzt bis fast zur Anthelix. Beim Menschen wird diese Partie als Crus helicis (**212** bei *1*) bezeichnet. Die Platyrrhinen besitzen diese Eigentümlichkeit nicht (**217** 10), nur bei *Ateles* ist sie leicht angedeutet. Es geht also auch hieraus hervor, daß der Mensch den Anthropoiden nahe steht, während die Aehnlichkeit mit den Platyrrhinen wohl als Homoiologie zu deuten ist. Freilich läßt sich das menschliche Ohr nicht direkt ableiten von dem einer Anthropoidenart, aber sie alle weisen auf eine cercopithekenähnliche (**217** 9) Urform. Es ist interessant, daß auf frühen Stadien auch eine Aehnlichkeit des menschlichen Ohrs mit dem der Catarrhinen besteht. Im 6. Monat (**216**) fehlt noch die Einrollung, und der Dorsalrand zeigt eine obere und eine hintere Spitze. Die obere entspricht derjenigen von *Macacus*- (**217** 9) und *Cynocephalus*-Arten und bleibt als sog. „Satyrspitze" zuweilen bestehen (**215**), während die hintere, sog. DARWINsche Spitze sich bei *Cercopithecus*-Arten (**214**) erhält. Die letztere ist zuweilen auch noch nach der Einrollung des Randes als ein kleiner Vorsprung (**212** *c*) oder Knick (**215** *a*) zu erkennen. In der Erhaltung dieser beiden Spitzen kann man einen „Atavismus" sehen. Ebenso erblicke ich einen solchen darin, daß auf diesem Embryonalstadium die Anthelix deutlich über der Querfalte



Fig. 215.

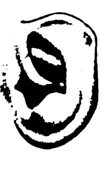


Fig. 216.

Fig. 215. Menschliche Ohrmuschel mit „DARWINscher Spitze" bei *a* und mit „Satyrspitze" bei *b*. Nach SCHWALBE.

Fig. 216. Linkes Ohr eines menschlichen Embryos im 6. Monat mit catarrhinem Charakter. Nach SCHWALBE.

verläuft, wie bei so vielen Catarrhinen und allen Anthropoiden. Erst später verwachsen beide und nur eine seichte Fossa triangularis (**212** bei *18*) deutet die ursprüngliche Trennung an. Individuell, namentlich bei Negern, kommt eine tiefe Fossa triangularis vor. Das embryonale menschliche Ohr hat also catarrhinen Charakter und wird erst später anthropoid. Durch ontogenetische Hemmung bleibt die Muschel zuweilen auf der catarrhinen Stufe (**216**) mehr oder weniger stehen (sog. MORELsches oder pithecoides Ohr) und zeigt dann jene Spitzen (eine oder beide) und nur geringe oder keine Umkrempelung.

Die Ohren der Säuger sind so außerordentlich verschieden und gehen dabei doch so ineinander über, daß es unmöglich ist, sie in deutliche Kategorien zu sondern; immerhin erscheint es mir praktisch, folgende Haupttypen zu unterscheiden:

1. Breit- oder Flachmuscheln. Sie entsprechen ungefähr dem Schema **217** 1; **217** 2—4 gehören hierher. Sie sind breit, weil Vorder- und Hinterrand sich an der Ohrbasis nur wenig genähert haben, und die Concha ist meist wenig vertieft, daher sind die beiden Längskanten (*v, h*), welche die Mulde nach vorn und nach hinten begrenzen, oft nur schwach ausgeprägt oder fehlen. Tragus (*t*) und Antitragus (*a*) sind meist gut entwickelt, da sie den Eingang zum Ohrkanal schützen, und tragen oft einen dichten Besatz von Haaren gegen das Eindringen von Insekten. Die Querfalte schützt von oben. Der dorsale Rand ist rundlich oder bildet eine breite Spitze. Diese primitive Muschel ist bei den niedrigen Ordnungen weit verbreitet, so nach den Abbildungen von BOAS und im BREHM bei Beuteltieren (*Phascologale calura, Chironectes minimus, Dasyurus*-Arten, *Perameles gunni* [**217** 2], *Petaurus*-Arten, *Tarsipes rostratus*), Insectivoren (*Gymnura, Erinaceus*), Nagern (*Arvicola* [**217** 4], *Hystrix, Ochotona, Chinchilla, Dolichotis, Myopotamus*), Edentaten (*Myrmecophaga, Manis* [**217** 13]), Halbaffen (*Lemur, Nycticebus, Perodicticus*), Katzen, *Hyrax, Elephas.* Eigenartig verändert ist die Flachmuschel von *Sorex* (**217** 3), indem die Querfalte sehr vergrößert ist und Tragus und Antitragus taschenartig geworden sind. Bei vielen Fledermäusen ist die Muschel sehr verlängert (**213**) und wird gestützt durch eine oder zwei (*Megaderma*) den Vorderrand begleitende Längsfalten und zahlreiche Querfalten.

2. Halbtüten: der Vorderrand schlägt sich nach hinten in seiner unteren Hälfte hinüber, während der Hinterrand flach bleibt. An der Ohrbasis haben sich die Vorderkante mit dem Anteron 6 und die Hinterkante mit Tragus und Antitragus sehr genähert, manchmal bis fast zur Berührung. Solche Ohren finden sich bei *Didelphys, Macropus, Centetes, Sciurus, Hydrochoerus, Canis* (**217** 5), *Dasypus, Sus* (**217** 6), *Hapale, Cynocephalus, Macacus* (**217** 9), *Cercopithecus* (**214**) u. a. Wenn die Einrollung des Vorderrandes sich auf die Basis beschränkt, wie bei *Mus, Castor fiber, Dasyprocta aguti* u. a., ist der Unterschied gegen den ersten Typus nur gering.

3. Ganztüten: Vorder- und Hinterkante sind unten verwachsen und die Muschel sitzt mit einer röhrenförmigen verschmälerten Basis am Kopf auf. Dadurch ist der Kanaleingang geschützt und Tragus, Antitragus und Querfalte sind klein oder fehlen. So bei *Lepus* (**217** 8) und den meisten Huftieren (Hirsche, Rinder, Pferde, Nilpferd).

4. Muscheln mit verdicktem, umgekrempeltem Rand; so beim Insectivor *Tupaia tana,* den Halbaffen *Cebus* (**217** 10), *Mycetes,* den Menschenaffen (**217** 11) und dem Menschen. Derartige Ohren sind her-

15*



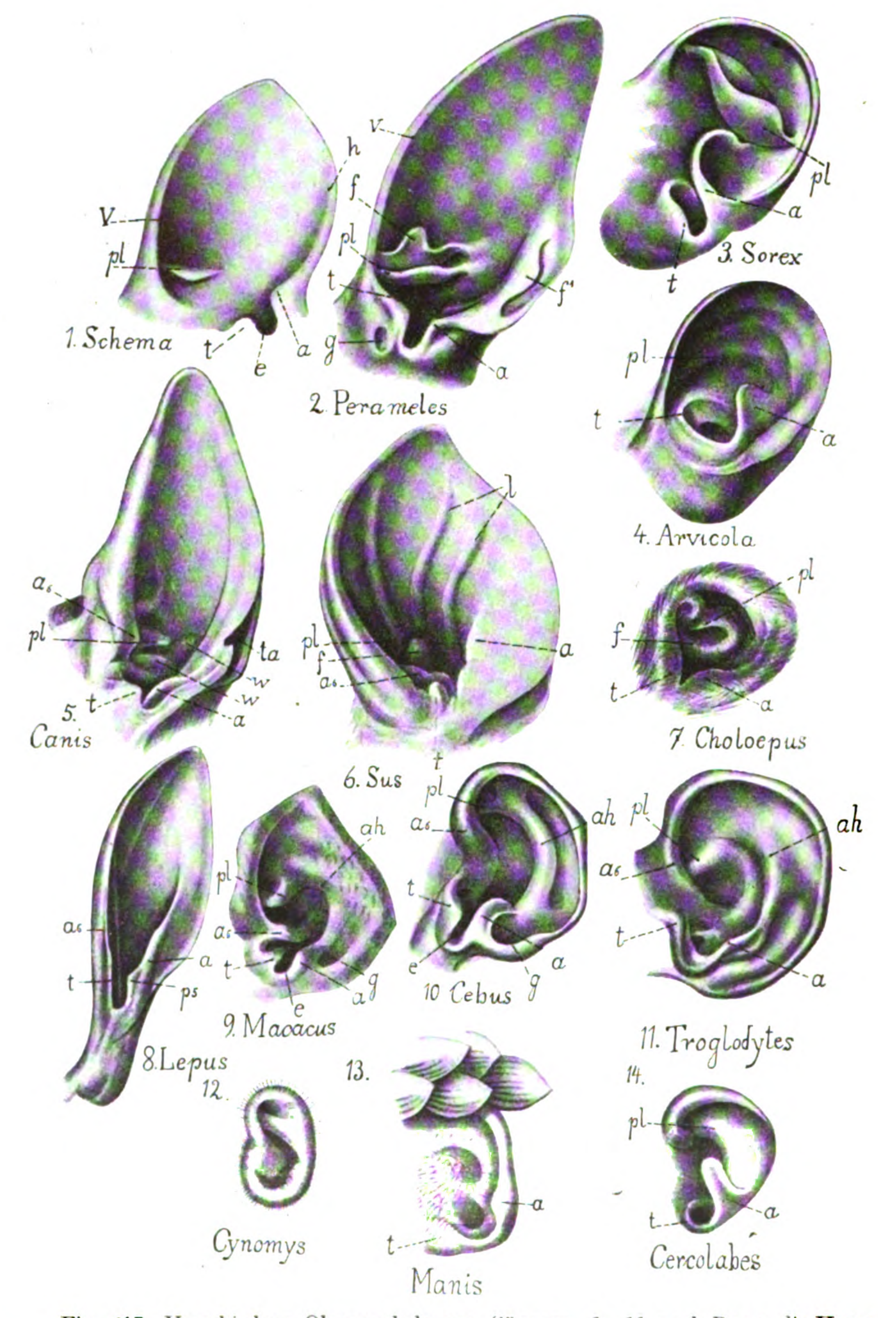


Fig. 217. Verschiedene Ohrmuscheln von Säugern. 1—11 nach BOAS, die Haare sind fortgelassen; 12 nach SCHWALBE; 13, 14 Original. 1 Schema, 2 *Perameles gunni*, 3 *Sorex vulgaris*, 4 *Arvicola agrestis*, 5 Haushund, 6 Wildschwein aus Sumatra, 7 *Choloepus didactylus*, 8 *Lepus europaeus*, 9 *Macacus cynomolgus*, 10 *Cebus* sp., 11 *Troglodytes niger*, 12 *Cynomys socialis*, 13 *Manis javanica*, linkes Ohr von vorn gesehen, quer abstehend, $1^1/_2/_1$. BOAS zeichnet bei *M. laticaudata* einen dem Anteron 6 entsprechenden Vorderrandwulst, welcher bei *M. javanica* fehlt. 14 *Cercolabes villosus* $^2/_1$;

2, 3, 4 Flachohren, 5, 6, 9 Halbtüten, 8 Ganztüte, 10, 11 Umkrempelungsohr, 7, 12, 13, 14 Ohren in beginnender Rückbildung. *a* Antitragus (Posteron 4), a_6 Anteron 6, *ah* Anthelix, *e* Eingang zum Ohrkanal, *f, f'* sekundäre Falten, *g* Grube, *h* Hinterkante neben dem Hinterrand, *l* sekundäre Längsleisten, *pl* Querfalte, Plica principalis, p_5 Posteron 5, *t* Tragus (Posteron 6), *v* Vorderkante neben dem Vorderrand, *w* sekundäre Hautwülste.

vorgegangen aus Halbtüten, indem zuerst der Vorder- und Oberrand sich verdickt und umrollt (*Hylobates*), dann auch der Hinterrand sich verdickt und ein klein wenig umbiegt (*Simia, Troglodytes, Gorilla, Homo*).

5. Rückgebildete Ohrmuscheln. Sie sind sehr klein, wenig skulpturiert und erheben sich meist nur mit einer wallförmigen Verdickung über die Kopfhaut (**217** 7). Schließlich verschwindet auch diese, und es bleibt nur eine von Knorpel gestützte Oeffnung (**219**). Bei den Walen geht auch dieser Knorpel verloren, aber die Oeffnung bleibt und ebenso ein kleiner Rest des Gangknorpels.

Biologische Ursachen der Vergrößerung oder der Rückbildung der Ohrmuscheln. Die große funktionelle Bedeutung der Ohrmuscheln geht nicht nur aus ihrem komplizierten Bau und der reichen Muskulatur hervor, sondern auch aus der Abhängigkeit ihrer Größe von ganz bestimmten Lebensverhältnissen. Dabei haben sehr große Ohren die Neigung, sich quer zu stellen, indem der Hinterrand etwas nach vorn rückt. Sehr verschiedene Momente der Lebens- und Bewegungsweise haben eine **Vergrößerung** zur Folge, die teilweise auch zusammen wirksam sein können. Wir finden besonders große „Lauscher" bei Dämmerungs- und Nachtsäugern, bei Wüsten- und Steppenbewohnern, bei sehr rasch am Boden sich bewegenden Arten, bei Baumspringern und als Abwehrmittel gegen Insekten. Als Beispiele von großohrigen Nacht-



Fig. 218.



Fig. 219.

Fig. 218. *Megaderma lyra* nach DOBSON, mit medianer Verwachsung der querstehenden Muscheln.
Fig. 219. Rudimentäre Ohrmuscheln von 3 *Chrysochloris*-Arten nach WEBER.

säugern seien genannt die Beuteltiere *Antechinomys laniger, Acrobates pygmaeus, Dromica nana, Phascolarctus cinereus*; ferner die Fledermäuse, unter denen die Ohren unserer heimischen *Plecotus auritus* so lang wie der Rumpf werden. Sie stoßen über dem Scheitel mit ihrer Wurzel zusammen, was auch für andere Gattungen (*Nyctinomus*) gilt, und ihr Hinterrand reicht nach vorn bis zum Mundwinkel, was auch bei manchen anderen Gattungen beobachtet wird. *Megaderma lyra* (**218**) und *Rhinopoma microphyllum* zeigen sogar eine beträchtliche mediane Verwachsung beider Muscheln. Die riesigen Ohren der

Chiropteren dienen wohl nicht allein zum Hören, sondern auch zum Tasten, indem sie mit Hilfe vieler Nervenendigungen und Sinneshaare jede Luftstauung bei Annäherung an einen Gegenstand wahrnehmen. SPALLANZANI hat durch berühmt gewordene Versuche gezeigt, daß geblendete Fledermäuse ausgespannte Fäden im Fluge nicht berühren. Der vielfach so riesige Tragus (**213, 218**) wird bei diesem Lufttastgefühl mitwirken, denn er kann nicht durch Muskeln bewegt werden und dient daher nicht zum Verschluß des Gehörkanals. Von großohrigen nächtlichen Halbaffen seien genannt *Chiromys madagascariensis* und die Gattung *Galago,* welche eine Einrichtung besitzt, die man jedem Großstädter wünschen möchte, nämlich beim Schlafen die Muscheln zusammenzufalten, so daß sie, wie HECK im BREHM schreibt. „aus dem Umriß des Kopfes ganz zum Verschwinden gebracht werden". Dadurch wird der Tagschlaf vor störenden Geräuschen bewahrt. In Wüsten und niedrig bewachsenen Steppen sind alle größeren Tiere weithin sichtbar sowohl für ihre Feinde wie für ihre Beutetiere. Sie bedürfen daher außer einer Schutzfärbung sehr guter Sinnesorgane. So erklären sich die großen Ohren von *Peragale lagotis* (Beuteldachs), *Orycteropus capensis, Dolichotis patagonica, Chinchilla laniger, Lagidium peruanum,* Hyänen, *Felis serval, Genetta genetta, Otocyon megalotis, Canis zerda* (Wüstenfuchs), *chama, mesomelas, Lycaon pictus* u. a., von denen manche Nachttiere sind, so daß auch dieser Umstand mitgewirkt hat bei der Vergrößerung der Ohren. Das wüstenreiche Afrika wird mit Recht das „Land der großen Ohren" genannt; dasselbe gilt aber auch für Australien. Säuger, deren Hauptschutz in einer raschen Flucht besteht, müssen nächtliche Angreifer rechtzeitig wahrnehmen, daher finden wir große Muscheln bei so vielen Springern (*Antechinomys laniger, Choroepus castanotis, Hypsiprymnodon moschatus,* Känguruhs mit Ausnahme der auf Bäumen lebenden *Dendrolagus*-Arten, *Macroscelides proboscideus, Jaculus jaculus, Alactaga saliens, Conilurus hirsutus*) und guten Läufern (Hase, Esel, Hirsche, Antilopen). Die langen Ohrpinsel unserer Eichhörnchen sind ein Schutz der Augen, denn sobald sie bei den Sprüngen von Ast zu Ast berührt werden, schließen sich dieselben. Büffel und andere Rinder benutzen ihre großen Ohren als Fliegenwedel, um die Insekten von den Augen zu verscheuchen, und diejenigen der Elefanten scheinen eine ähnliche Bedeutung zu haben.

Eine **Rückbildung** der Ohrmuschel erfolgt hauptsächlich unter dem Einfluß des Lebens im Wasser und unter der Erde. Da Wasser besser als Luft die Schallwellen leitet, würden diese durch eine Ohrmuschel auch unter Wasser auf das Trommelfell übertragen werden können bei mit Wasser gefülltem äußeren Gehörgang. Aber dann würde auch jeder auf das Wasser ausgeübte Druck und Stoß bis zum Tympanum geleitet, so daß dieses bald eingedrückt werden würde. Der Gang muß frei von Wasser bleiben, und daher wirkt die Ohrmuschel schädlich und muß sich rückbilden, denn sie wird bei der Vorwärtsbewegung das Wasser in den Gang pressen. Halten sich die Tiere noch vielfach auf dem Lande auf, so sind die Ohren nur etwas verkleinert: *Potamogale velox, Sorex fodiens, Hydrochoerus capybara,* Eisbär. Von der Wasserspitzmaus erzählt BLASIUS: „Sobald sich die Muschel mit ihren Klappen (**217** 3) nach vorn umschlägt, ist die Ohröffnung von außen auch geschlossen." Die Wasserratte, *Arvicola amphibius,* hat eine Halbtüte; der umgebogene Vorderrand und ein dichtes Haarbüschel legen sich schützend über den Eingang und verhindern

das Eindringen des Wassers. Das Nilpferd hält seine kleinen Ohren, wenn es nicht gerade taucht, stets außerhalb des Wassers. Auf der nächsten Stufe finden wir sehr kleine, dicht im Pelz versteckte Muscheln: *Myogale moschata,* Biber, Otarien, *Lutra vulgaris.* Schließlich fehlen die Muscheln ganz, und es bleibt nur ein Loch in der Haut, das bei *Phoca* noch verhältnismäßig groß, bei Walen und Sirenen winzig klein ist. Dieselben drei Stufen kehren bei grabenden Säugern wieder. *Dasypus*-Arten, *Lemmus lemmus, Rhizotomys sumatrensis* u. a. haben etwas verkleinerte Ohren. Beim Präriehund *Cynomys socialis* (**217** 12) und bei *Geomys bursarius* sind sie sehr klein, aber noch äußerlich sichtbar. Endlich bleibt nur ein Loch ohne Muschel, wenn die Tiere fast andauernd in der Erde wühlen: *Notoryctes typhlops, Talpa, Chrysochloris* (**219**), *Chlamydophorus truncatus* (noch mit erhöhtem Hautrand) und unter den Nagern *Spalax typhlus, Bathyergus maritimus, Georhynchus capensis, Geosciurus capensis, Heterocephalus glaber* (I, **271**, S. 297) u. a. Eine weitere Ursache zur Rückbildung der Ohrmuschel scheint die Entwicklung von Stacheln dicht um die Ohröffnung herum zu sein, wenigstens zeigen *Cercolabes prehensilis* und *C. villosus* (**217** 14) sehr kleine Muscheln und bei *Echidna* fehlen sie ganz. Bei den Faultieren (**217** 7) ist die Muschel auf einen dicken, ganz von Haaren verdeckten Hautwulst rückgebildet (I, **278**, S. 304), weil diese trägen Laubfresser den Kampf ums Dasein durch ihre Schutzfarbe und versteckte nächtliche Lebensweise bestehen. Bei der ebenso lebenden *Myrmecophaga didactyla* sind noch sehr kleine, im Pelz versteckte Ohren vorhanden. Ein ausgestopftes Exemplar von *M. jubata* im Jenaer Institut zeigt kaum noch eine Muschel, nur einen Wulst am Hinterrand der Oeffnung; es hängt dies wohl damit zusammen, daß der Kopf tief in erdige Termiten- und Ameisennester und in den Mulm alter Bäume gesteckt wird. Die in derselben Weise sich nährenden Schuppentiere (*Manis*) haben ebenfalls eine kleine quer abstehende Muschel mit verdicktem Hinterrand und mit undeutlichem Tragus und Antitragus. Eine Querfalte fehlt (**217** 13).

Die vorstehenden Ausführungen zeigen, daß die Ohrmuscheln in hohem Maße der Lebensweise angepaßt sind. Ihre **Rückbildung** erfolgt stets in ähnlicher Weise, indem die Muschel sich zuerst verkleinert, wobei der Hinterrand sich häufig etwas verdickt, gleichsam zusammenschrumpft (**217** 7, 12, 13). Dann werden die Querfalte, der Tragus und der Antitragus sehr niedrig und verschwinden. Endlich sinkt die Muschel unter die Haut und bildet hier noch einen Wulst hinter der Kanalöffnung oder auch allseitig um sie herum (**219**). Bei der bekannten Disharmonie rudimentärer Organe kann der Rand der Muschel schon auf einen Wulst rückgebildet sein, während die Querfalte noch sehr deutlich ist (**217** 7), und bei *Cercolabes* (14) ist trotz der Verkümmerung der Antitragus noch sehr groß. Von einer morphologischen Rückbildung der menschlichen Ohrmuschel kann nicht die Rede sein, weder in der vorderen noch in der hinteren Hälfte, obwohl diese Ansicht öfters vertreten worden ist, dazu ist dies Organ noch viel zu groß und zu gut skulpturiert; höchstens der verdickte Umkrempelungsrand könnte als Zeichen der Rückbildung gedeutet werden, da er dem Randwulst rudimentärer Muscheln (**217** 7, 12, 13) ähnelt. Da er aber auch dem großen Schimpansenohr (11) zukommt, halte ich ihn eher für eine besondere Bildung der Menschenaffen und des Menschen. Auch die Muskeln (**220**) sind beim Menschen morphologisch noch gut ent-



wickelt als 7 verschiedene Stränge, von denen der Vorzieher (*2*) und der Heber (*3*) besonders groß sind. Diese und der Rückzieher (in **220** nicht abgebildet) sind aber bei den meisten Menschen ganz unwirksam, was zum Teil auf der sehr breiten Anheftungsfläche der Muschel beruht. Der Tragicus und Antitragicus sollen bei starken Geräuschen den Eingang verengern. Die Einbuße an Beweglichkeit des äußeren Ohrs wird ausgeglichen durch die große Beweglichkeit des Halses.

Ueber die **Phylogenie der Ohrmuschel** sind, soviel ich weiß, keine Meinungen geäußert worden. An der Hand der Ontogenie läßt sich etwa folgendes hierzu sagen. Auf einem frühen Stadium treten um die Oeffnung herum kleine Hauterhebungen, sog. Auricularhöcker

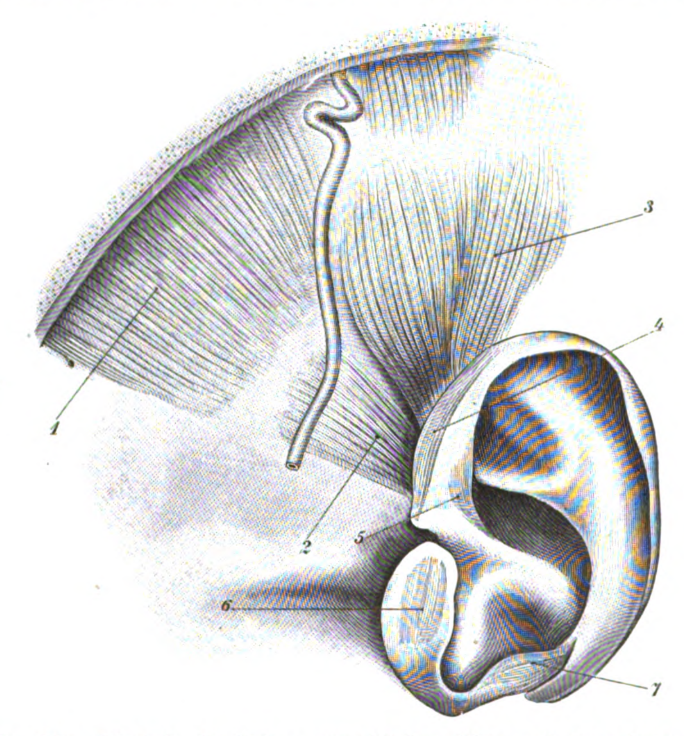


Fig. 220. Muskeln des linken menschlichen Ohrs, mit Ausnahme des von der Hinterfläche nach hinten ziehenden M. auricularis posterior, welcher nicht gezeichnet ist. *1* M. epicranius temporalis, *2* M. auricularis anterior, *3* M. auric. superior, *4* M. helicis major, *5* M. helicis minor, *6* M. tragicus, *7* M. antitragicus. Nach SCHWALBE.

auf, die vielleicht ursprünglich schützend den Eingang verdeckten. Sie liegen bei verschiedenen Arten ungleich, so daß eine Homologisierung zur Zeit unmöglich ist. Beim Menschen (**221**) und manchen Säugern finden wir drei vor und drei hinter der Oeffnung, die dem Kiefer- bzw. dem Kiemenbogen angehören; sie liefern die Skulpturen der vorderen Ohrhälfte. An die hintere Reihe schließt sich eine kleine „freie Ohrfalte" (Cauda helicis, HIS), die später nach vorn über die Oeffnung wächst, sich aber sehr bald zurückklappt, wodurch der in **216** abgebildete Zustand entsteht. Sie liefert den Helix posterior und das Läppchen. Bei Ratte und Kaninchen wächst die freie Falte aus den hinteren

Hügeln 4 und 5 hervor. Bei den meisten Säugerembryonen erhält sich diese Falte als ein kleines Hängeohr viel länger und in viel be-



Fig. 221. Auricularhöcker des menschlichen Embryos am Anfang des 2. Monats. *c* freie Ohrfalte. Die *6* Höcker sind die Anlagen von *1* Tragus, *2* Crus helicis, *3* Helix ascendens, *4* Crus inferius anthelicis, *5* Anthelix, *6* Antitragus.

deutenderer Größe (**222**), klappt sich aber schließlich zurück und liefert den größten Teil der Muschel. Man kann hieraus schließen, daß das äußere Ohr aus zwei Teilen hervorgegangen ist, aus einer Anzahl Verschlußhöcker und aus einer Schutzfalte. Erst auf höherer phyletischer Stufe wurde die letztere zum Schallfänger, und die Höcker wandelten sich in größere Schutzeinrichtungen (Tragus, Antitragus, Querfalte) für den Eingang um. Der Gehörgang konnte nun immer offen stehen und war stets empfangsbereit. Das Anthropoiden- und Menschenohr scheint mir durch die eigenartige Weiterentwicklung des aus der freien Ohrfalte hervorgehenden Teiles ausgezeichnet zu sein (rundliche Form, Anthelixfalte, Umkrempelungsrand).



Fig. 222. Fledermausembryo nach VAN BENEDEN: die Muschel ist noch als Schutzfalte nach vorn geschlagen.

Ich lasse hier noch einige Angaben über Ordnungen mit bemerkenswerten Verhältnissen des stato-akustischen Apparats folgen.

Die Monotremen zeigen in ihrem Gehörorgan viele primitive Züge. Auf die geringe Länge der Cochlea wurde oben hingewiesen. Beim Schnabeltier verläuft sie im flachen Bogen, beim Ameisenigel (**205**) im Halbkreis.

Ornithorhynchus und *Echidna* besitzen noch eine Papilla lagenae, und für *Echidna* ist noch eine Macula neglecta nachgewiesen. Andererseits ist die Schnecke mammalienartig durch die Pfeilerzellen und den Tunnel des CORTIschen Organs. Bei *Echidna* hat, wie bei den Reptilien, die Fenestra vestibuli eine runde (*f.r.*), die Fenestra cochleae eine ovale Form (*f.o.*). Auch der Recessus utriculi ist bei ihr noch deutlich ausgeprägt. Der Musculus stapedius fehlt beiden Gattungen. Der Tensor tympani ist vorhanden. Beim Schnabeltier öffnet sich die Paukenhöhle durch ein weites Loch, ohne Tube, in den Rachen. Dieses Ostium pharyngeum liegt dicht neben dem Trommelfell. Bei *Echidna* hingegen ist schon eine echte knorpelig-häutige Tube vorhanden, welche etwas nach hinten verläuft (nicht wie sonst bei Säugern nach vorn), weil Nasenrachenraum und Gaumen infolge der Ernährungsweise nach hinten verlängert sind. Bei beiden Gattungen (und auch bei *Manis*) zerfällt die Paukenhöhle durch eine Einschnürung in einen kleineren oberen Raum, dem das Labyrinth sich anschmiegt, und einen großen unteren mit dem Trommelfell; beiden fehlt ein knöcherner Gehörgang, indem sich der knorpelige häutige direkt an das Os tympanicum anschließt, was auch bei anderen Säugern (*Erinaceus, Pteropus, Phocaena*) vorkommt. Hammer und Amboß sind fest miteinander verbunden. Der Steigbügel hat eine stabförmige Gestalt, wie die Columella der Amphibien und Reptilien. Der lange Proc. folii des Hammers (**187**) verwächst mit dem Os tympanicum, was auch bei gewissen Beuteltieren, *Pteropus edulis, Phocaena* und *Erinaceus* beobachtet wird.

Die zahlreichen Anpassungen der **Cetaceen** an das Wasserleben kommen auch im Gehörorgan zum Ausdruck. Wir schildern hier dasjenige des gemeinen Braunfisches, *Phocaena communis,* an der Hand der Untersuchungen von BÖNNINGHAUS. Eine Ohrmuschel fehlt, denn sie würde das Wasser dem Gehörgang zuleiten und dadurch schädlich wirken. Der äußere Gehörgang öffnet sich etwas hinter dem Auge durch ein kleines, recht schwer sichtbares Loch und verläuft dann s-förmig gebogen quer nach innen. Er hat kein Lumen, weil die Schleimhäute sich aneinander legen. Erst kurz vor dem Trommelfell erweitert er sich zu einem mit abgestoßenen Epithelien erfüllten Hohlraum. Unter der Fettschicht liegen noch vier rudimentäre Ohrmuskeln, welche in ganz ähnlicher Ausbildung auch beim Seehund (*Phoca*) vorkommen. Bei dieser Gattung, welche ebenfalls keine Ohrmuscheln besitzt, sind die Knorpel derselben noch unter der Haut zu erkennen, und es verläuft der äußere Gehörgang zunächst dicht unter der Haut und wird beim Untertauchen durch den Wasserdruck verschlossen, während er an der Luft durch Muskelzug geöffnet wird. Da beim Embryo des Zahnwals der Anfangsteil des äußeren Gehörgangs dieselbe Lage aufweist, darf man annehmen, daß ursprünglich eine Ohrmuschel vorhanden war, welche bis auf die Muskeln verkümmerte, weil sie dauernd unter Wasser gehalten wurde. Durch die Lage des Nasenlochs von *Phocaena* an der höchsten Stelle des Kopfes (**209**) hat sich der Rachen schlauchartig nach oben verlängert, wodurch die Oeffnungen der Eustachischen Tuben (bei *7*) ebenfalls dorsalwärts verschoben sind, aber ihre Lage unter der Choane (bei *3*) beibehalten haben. Dadurch ist die Tuba Eustachii sehr lang geworden (bei *8* und *8'*) und steigt vom Labyrinth schräg nach oben und vorn. An der Schädelbasis finden sich eine Anzahl großer Lufträume in den Knochen, welche von Schleim-

haut ausgekleidet sind und mit der Paukenhöhle und der Tube in Verbindung stehen. Sie haben den Zweck, den Kopf so leicht zu machen, daß er in der Ruhe horizontal im Wasser liegt. Demselben Zwecke dienen die Fettmassen an verschiedenen Stellen. Die Paukenhöhle ist nicht übermäßig groß und wird von verdickter, lockerer Schleimhaut ausgekleidet, wodurch vermutlich eine Resonanz der Luft der Höhle vermieden wird. Dieselbe Aufgabe erfüllt ein mächtiger, von mehreren Venen gespeister Schwellkörper (Corpus cavernosum tympanicum), welcher einen großen Teil der Paukenhöhle ausfüllt und sich den Gehörknöchelchen anschmiegt. Diese sind sehr groß, sehr kompakt gebaut und durch ihre knorpeligen Endscheiben ankylotisch verwachsen. Ihre zwei Muskeln, der Tensor tympani und der Stapedius, sind kräftig entwickelt, müssen aber wohl ohne Funktion sein, denn der Steigbügel sitzt unbeweglich oder wenigstens wenig beweglich (Lange) im ovalen Fenster. Da der äußere Gehörgang verschlossen ist, so ist das Trommelfell außer Funktion gesetzt und dick und undurchsichtig geworden. Der Hammer ist von ihm abgerückt und sein Manubrium auf einen kleinen Knochen rückgebildet, zu dem sich ein Faserstrang des Trommelfells fortsetzt. Beim Embryo ist aber der Hammerstiel gut entwickelt. Infolge dieses Verhältnisses ist eine neue Art der Schalleitung entstanden. Die Schallwellen des Wassers gehen durch die Haut zum Tympano-Perioticum (**207**); dieses bildet auf seiner Außenseite einen „Schalltrichter" (zwischen *1*, *2*, *3*), an dessen Innenfläche sich der Processus anterior (Folianus) des Hammers anlegt und die Schallwellen molekular durch die Knöchelchen weiterleitet und auf die Perilymphe überträgt. Eine Zuleitung durch die anderen Kopfknochen wird dadurch vermieden, daß das Tympano-Perioticum nur durch Bandmasse mit ihnen zusammenhängt und daher bei Mazeration leicht aus dem Schädel herausfällt. Zu weiterer akustischer Isolierung wird es außerdem von Lufträumen umgeben, die verhindern, daß Schallwellen von der anderen Körperseite her das betreffende Organ treffen. Das Tier hat ein Gefühl für die Schallrichtung, denn es hört nur die Schallwellen seiner Seite. Die Bogengänge (**208**) sind außerordentlich klein, kleiner als bei irgendeinem anderen Säuger. Die Schnecke beschreibt $1^1/_2$ Windungen, bei anderen Walen zwei und etwas mehr.

Das Gehörorgan der erwachsenen **Bartenwale** ist wegen seiner Größe noch nicht genauer untersucht worden, dagegen sind die Verhältnisse von den Embryonen (Balaenoptera) bekannt und beweisen, daß die Anpassung an das Hören im Wasser in ähnlicher Weise wie bei den Zahnwalen erfolgt ist. Der äußere Gehörgang (**210**) ist nur am unteren Ende sehr eng, erweitert sich aber dann und zeigt also hierin noch ein ursprüngliches Verhalten. Er dient aber nicht der Schallzuleitung, da er von einem Sekretpfropf (*5*) der Knäueldrüsen des Ganges ausgefüllt wird, sondern die Schallwellen gelangen wie bei den Zahnwalen durch die Knochen der Bulla, mit denen der Proc. folianus des Hammers fest verwächst, an das innere Ohr. Das Tympano-Perioticum ist aber noch nicht, wie bei den Zahnwalen, völlig vom übrigen Schädel isoliert, sondern hängt durch zwei Fortsätze mit ihm zusammen. Am Gehörgang fehlen die Knorpelstücke oder sind wenigstens sehr rudimentär, und von den Ohrmuskeln sind nur zwei stark rückgebildete vorhanden. Während das Trommelfell der Zahnwale noch in der ursprünglichen Weise konvex nach innen vorspringt, hat es sich bei den Bartenwalen handschuhfingerförmig nach außen



verlängert, steht aber durch ein Ligament mit den Hammer in Verbindung.

Ich füge noch folgende Einzelheiten bezüglich **anderer Säuger** hinzu. Der äußere Gehörgang verengt sich meist nach innen zu, so daß die engste Stelle dicht vor dem Trommelfell liegt, wodurch offenbar eine Konzentrierung der Schallwellen stattfindet. Nur beim Schwein ist er in der Mitte am engsten. Das Trommelfell ist meist elliptisch geformt. Beim Rind, Schwein, Seehund steht es ungefähr senkrecht, während es beim Igel, *Capybara* und besonders den Monotremen sich sehr der Horizontalebene zuneigt. Wieder bei andern nimmt es eine Mittelstellung ein. Dorsal grenzt an den oberen Rand des Trommelfells eine meist derbe bindegewebige Platte, welche innen von dem Epithel der Paukenhöhle, außen von demjenigen des Gehörgangs bekleidet wird. Man hat sie früher als Pars flaccida (**186**) (schlaffer Teil) oder SHRAPNELLsche Membran dem Trommelfell zugerechnet. Sie stellt aber eine selbständige Bildung dar, welche beim Schwein noch größer ist als das Trommelfell, beim Rind dieselbe Größe hat, bei manchen Nagern fast vollkommen fehlt. Für die Uebertragung der Schallwellen ist sie bedeutungslos. Bei *Talpa* wird sie von der Chorda durchbohrt. Der M. tensor tympani fehlt bei *Manis javanica*. Das Vorhoffenster ist immer oval, das meist größere Schneckenfenster kann rund (Mensch), bohnenförmig, elliptisch oder fast schlitzartig (*Pteropus*) sein. *Myrmecophaga jubata* soll merkwürdigerweise keine Ohrtrompete besitzen. Bei einigen Säugern (Pferd, Esel, Tapir, Klippschiefer, Walen, Fledermäusen) bildet jede Tube einen Luftsack, welcher sich an der Schädelbasis ausbreitet. Seine Bedeutung ist noch unklar. Beim Pferd sind diese Luftsäcke der Ohrtrompete so groß, daß sie median zusammenstoßen. Sie liegen unter dem Hinterhauptsbein und dem Keilbein und über der Rachenhöhle. Jeder Sack bildet einige Divertikel, und die dünne Schleimhaut trägt stellenweise alveoläre Drüsen. Sie dienen wahrscheinlich zum Ausgleich des Ueberdruckes, welcher entsteht, wenn der Kopf dicht an den Hals gepreßt wird bzw. des Unterdruckes bei starker Streckung des Kopfes. Die nächsten Verwandten der Equiden, die Tapire und Rhinocerosse, besitzen sie ebenfalls; ferner auch *Hyrax*. Der Hirscheber, der bei der Benutzung der Hauer starke Kopfbewegungen macht, besitzt konvergente Bildungen in einer Ausstülpung der hinteren Nasenhöhle. Bei den Walen dienen die Säcke wohl als Polster für den schweren Schädel.

VI. Physiologische Tatsachen.

1. Der Vestibularapparat (Utriculus, Sacculus, Bogengänge) **und die Gleichgewichtserhaltung.** Von der durch FLOURENS entdeckten Tatsache ausgehend, daß die Schnecke zum Hören dient, nahm man bis zum Jahre 1870 an, daß auch die übrigen Teile des Labyrinths dieselbe Aufgabe hätten. Utriculus und Sacculus sollten Geräusche und die Bogengänge die Richtung des Schalles wahrnehmen. Diese Lehre wurde umgestoßen durch den damals in Königsberg tätigen Physiologen GOLTZ, welcher in jenem Jahr am Frosch und an der Taube die statische Bedeutung der Bogengänge erkannte, im Anschluß an frühere Untersuchungen von FLOURENS (1828). Seitdem hat sich diese Auffassung weiterentwickelt zu der jetzt fast allgemein angenommenen MACH-BREUERschen Theorie, welche in ihrer gegenwärtigen



Form besagt, daß der Vestibularapparat verschiedene statische Sinnesorgane enthält, nämlich die Ampullen der Bogengänge für die Empfindung der Drehbewegungen und der passiven geradlinigen Bewegung und die Statolithenbläschen für die Empfindung der Lage und der Stellung des Körpers (sog. sechster Sinn). Das Gesetz der spezifischen Sinnesenergie (s. S. 7) gilt auch für das Labyrinth des Menschen: mag es durch Drehungen, Temperaturreize, Druck oder galvanisch erregt werden, stets erfolgen Aenderungen der Raumempfindung oder sogar Schwindelanfälle. Dazu kommt ein großer indirekter Einfluß des Labyrinths auf die Muskulatur, indem die Erregungen vom Vestibulariskern zum Kleinhirn geleitet werden (vgl. I, S. 519 u. 572; **549**, *30*), von wo aus sie den Muskeln zufließen und nun einerseits die Spannkraft (Tonus) und dadurch das geordnete Zusammenspiel der Muskeln regulieren, andererseits bestimmte Reflexe der Augenmuskeln und anderer Muskeln hervorrufen. Alle diese Verhältnisse sind für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts von großer Bedeutung, so daß man das Labyrinth in diesem Sinne wie die Statocyste der Wirbellosen als statisches oder Balanceorgan bezeichnen kann. In der Beeinflussung der Muskelspannung und in der Lageempfindung gleicht das Labyrinth den Schwerkraftorganen der Evertebraten (vgl. S. 96). Für die Wirbeltiere charakteristisch ist, daß als neue Funktion hinzugekommen ist die Empfindung für die Drehbewegungen des Kopfes durch die halbzirkelförmigen Kanäle und bei den Landwirbeltieren das Hörvermögen.

Ueber die Art, wie die Nervenerregung zustande kommt, herrscht noch keine Uebereinstimmung. Goltz nahm an, daß sie in den Bogengängen durch je nach der Lage wechselnden hydrostatischen Druck hervorgerufen werde, während Mach und Breuer in den Maculae den Druck oder Zug der Statolithen, in den Cristae den Druck der sich bewegenden Flüssigkeit auf die Sinneszellen verantwortlich machten. Wittmaack vertritt neuerdings die Auffassung, daß das Faserwerk der Statolithenmembran (**164**) und der Cupula (**163**) in sehr wechselndem Maße mit Flüssigkeit imprägniert ist, und daß dieser verschiedene Turgor von dem Druck der Endolymphe abhängt und die verschiedenen Empfindungen auslöst unter Mitwirkung des Drucks der Kristalle. Wenn auch ein Gleiten derselben in aufeinander senkrechten Richtungen ausgeschlossen erscheint, so möchte ich doch glauben, daß sie, wie bei so vielen Evertebraten, nach verschiedenen Richtungen sich etwas verschieben können, und zwar liegen sie, was sicherlich bedeutungsvoll ist, bei Säugern in zwei zueinander senkrechten Ebenen. Die Strömungen in den Bogengängen sind unter dem Mikroskop beobachtet worden, müssen also auf die Cupula einwirken, wobei die plötzliche Ampullenerweiterung Druckschwankungen veranlaßt. So entsteht die Lageempfindung und das Gefühl für gerade oder drehende Bewegung, weiter unter Mitwirkung des Kleinhirns auf den Muskeltonus die Gleichgewichtserhaltung. Dabei verlaufen fast alle diese Vorgänge unbewußt, reflektorisch, denn die Labyrintherregungen des Menschen werden nicht, wie bei anderen Sinnesorganen, bis zum Großhirn geleitet. Das Spielen der Kinder und vieler jugendlicher Tiere hat den Zweck, diese komplizierten Korrelationen zwischen Labyrinth, Kleinhirn und Muskeln einzuüben. Blitzschnell und ohne zu überlegen machen wir, wenn der Fuß ausgleitet oder der Körper sich überneigt, die entsprechende Gegenbewegung, und jeder Seiltänzer und jeder Affe zeigt uns, bis zu welcher



Vollkommenheit dieses Zusammenspiel ganz verschiedener Organe gesteigert werden kann. Wenn behauptet wird, daß unsere dreidimensionale Raumvorstellung darauf beruht, daß die Bogengänge in drei Ebenen rechtwinklig zueinander stehen, so halte ich dies nicht für richtig, denn dann müßte ja auch ein Fisch diese Vorstellung haben. Sie ist erst ein Ergebnis des analysierenden Verstandes. Bei den wirbellosen Tieren hängt die Aufrechterhaltung der Normalstellung nicht bloß von der Statocyste, sondern vielfach auch von anderen Sinnesorganen, namentlich vom Auge und den Hautempfindungen ab (vgl. S. 94). Auch bei den Wirbeltieren spielen die Augen und andere Sinnesempfindungen (Haut- und Gelenknerven) bei der Beurteilung der Lage im Raum und der eigenen Bewegungen eine große Rolle, woraus es sich erklärt, daß viele Arten, sogar Tauben und Hunde, sich einige Zeit nach einseitiger Exstirpation des Labyrinths normal bewegen können, und daß bei einigen Tieren (Hai) kürzere Strecken sogar nach beiderseitiger Operation zurückgelegt werden können. Die Bedeutung der Augen für die Gleichgewichtserhaltung des Menschen geht daraus hervor, daß Tabiker, welche infolge einer Degeneration der Hinterwurzeln der Rückenmarksnerven ataktisch gehen, dies häufig nur bei offenen Augen können. Schwindelanfälle sind besonders unangenehm im Dunkeln, weil die Kontrolle der Augen fortfällt. Der gesunde Mensch hat auch bei geschlossenen Augen ein sehr genaues Gefühl dafür, in welcher Stellung sich seine Gliedmaßen befinden, ob die Muskeln schlaff oder angespannt sind, und ob er ein leichtes oder schweres Gewicht in der Hand hat. Diese Empfindungen, welche man wohl als „Muskelsinn“ zusammengefaßt hat, werden in erster Linie durch die Nerven und Tastkörperchen (s. S. 45) der Haut, in zweiter Linie durch diejenigen der Muskeln und Gelenkkapseln übermittelt; beugt man z. B. den Finger, so hat man in den Gelenken und in der sie umgebenden Haut eine Empfindung. Die letztere ist die wichtigere, denn sie orientiert noch über die Stellung der Glieder nach Entfernung der Gelenke. Nur bei wenigen willkürlichen Muskeln bemerken wir ihre Bewegungen nicht, so z. B. bei denjenigen der Stimmbänder und der Zunge, weil kein Bedürfnis nach einer solchen Empfindung vorliegt. Man hat neuerdings einen „Neigungsstuhl“ konstruiert, der dem darauf Sitzenden gestattet. sich wieder in die horizontale Lage zu bringen, wenn der Stuhl geneigt wurde. Dabei stellte sich heraus, daß Taubstumme ohne Funktion der Statolithenorgane oder ohne eine solche der Bogengänge ebenso wie ein normaler Mensch in die Horizontale zurückkehrten, nur durch den Druck und Zug, den die Schwerkraft auf die Haut und die Muskeln ausübte. Die letzteren Organe spielen also bei der Raumorientierung eine hervorragende Rolle. So ist bei Evertebraten wie bei Wirbeltieren die Gleichgewichtserhaltung nicht eine einfache Funktion der Statocyste, bzw. des Labyrinths, sondern mehrere Organe wirken hierbei in der Regel zusammen. Selten wird bei Wirbeltieren die Körperstellung rein mechanisch bedingt, so beim Seepferdchen die vertikale Haltung durch die Lage der Schwimmblase dicht hinter dem Kopf, und die Rückenlage des aufgeblasenen *Diodon* durch den mit Luft gefüllten Darm. Bei den Wirbellosen lernten wir hingegen (s. S. 93) viele Fälle passiver Einstellung kennen.

Die Funktion der Statolithenbläschen (Utriculus und Sacculus) ist durch zahlreiche Versuche festgestellt worden, deren Ergebnisse etwa in folgender Weise zusammengefaßt werden können.



Die Entfernung der Statolithen oder der Bläschen der einen Seite bewirkt eine Schwächung der Muskulatur dieser Seite, so daß der Kopf gegen die operierte Seite geneigt wird (Haie, Süßwasserfische, Ringelnatter, Eidechse, Schildkröte). Aale biegen oft den Kopf in die Höhe, so daß die Schnauze beim Schwimmen an der Oberfläche aus dem

Fig. 223. Fig. 224. Fig. 225.

Fig. 223. Taube, 5 Tage nach Entfernung des rechten Labyrinths. Nach Ewald.

Fig. 224. Bewegung der schwimmenden Ringelnatter nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation. Nach Trendelenburg und Kühn.

Fig. 225. Schwimmbewegung der Ringelnatter nach doppelseitiger Labyrinthentfernung. Nach Trendelenburg und Kühn.

Wasser herausragt. Bei *Perca* wird der Kiemendeckel dieser Seite weniger gehoben als auf der anderen. Tauben drehen und neigen dabei den Kopf in eigentümlicher Weise (**223**). Da die Muskeln auf der unverletzten Seite einen stärkeren Tonus aufweisen als die der operierten, so werden die Extremitäten auf jener kräftiger gebraucht und führen zu kreisförmigen Bewegungen nach der operierten Seite oder zu Rollen um die Längsachse (Fische). Die schwimmende Ringelnatter krümmt sich zuweilen bogenförmig nach dieser Seite zusammen und führt Spiraldrehungen aus (**224**). Schildkröten schwimmen unsicher, Frösche überschlagen sich zuweilen, und Tauben zeigen einen schwankenden Gang in der

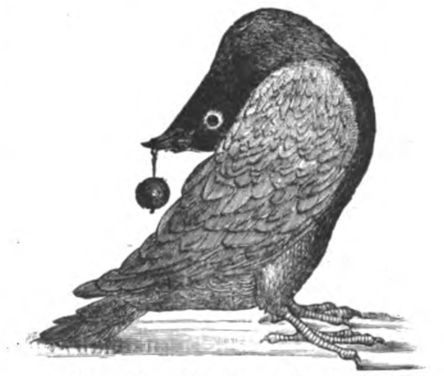


Fig. 226. Taube nach beidseitiger Labyrinthexstirpation, an deren Schnabel eine Bleikugel von 20 g gehängt wurde. Nach Ewald.

ersten Zeit nach einseitiger Labyrinthentfernung. In allen diesen Fällen nehmen die Augen häufig eine abnorme Stellung an. Werden die Statolithen oder die Bläschen auf beiden Seiten exstirpiert, so zeigen sich alle die genannten Symptome in verstärktem Maße. Haie und Frösche bleiben dann lange auf dem Rücken liegen. Süßwasserfische schwimmen mit dem Bauch nach oben, werden also passiv durch die Schwerkraft eingestellt, oder können sich nicht mehr normal bewegen. Die schwimmende Ringelnatter pendelt mit dem Kopf beständig hin und her, während sie normalerweise den Kopf gerade hält (**225**). Die Schwächung der Körpermuskulatur ist sehr auffallend bei Tauben. Durch eine kleine Bleikugel von 20 g läßt sich der Kopf dauernd hintenüber ziehen (**226**). Sie können nicht mehr fliegen, sondern nur noch ungeschickt flattern. Hunde zeigen einen unsicheren Gang und wackelnden Kopf. Daß alle diese Symptome im Laufe der Zeit mit Hilfe anderer Sinnesorgane und der motorischen Zone des Großhirns mehr oder weniger verschwinden können, wurde schon hervorgehoben. Werden die Statoconien von Meerschweinchen durch Zentrifugieren der Tiere (900 m in der Minute 2 Minuten lang) aus ihrer natürlichen Lage gerissen, so fehlen die Lagereflexe, nämlich die tonischen Labyrinthreflexe der Extremitätenmuskeln, die Labyrinthstellungsreflexe und die kompensatorischen Augenstellungen. Dagegen sind Drehreaktionen und Progressivreflexe unverändert, weil die Cristae der Ampullen unter dem Zentrifugieren nicht leiden. Bei Menschen haben Blutungen oder Entzündungen im Labyrinth oder Acusticusgeschwülste, außer Schwerhörigkeit bzw. Taubheit, Schwindelgefühl, Zwangsbewegungen und unsicheres Gehen zur Folge. Taubstumme zeigen bis ca. 60 % der Fälle Affektionen des Labyrinths, während der Rest (40 %) ganz normale Lageempfindungen hat. Einige verlieren unter Wasser jedes Gefühl über ihre Körperstellung, vermutlich weil durch das Tauchen die Wirkung der Schwerkraft auf den Körper sehr herabgesetzt wird und der erkrankte Statolithenapparat versagt. Manche Taubstumme können nur schwer auf einem Bein stehen und garnicht bei geschlossenen Augen. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß die Statolithenorgane erstens die Tonusreflexe bedingen, also einen sehr großen positiven Einfluß auf die Kraft und das geordnete Zusammenspiel der Muskeln haben, zweitens die Lagereflexe und durch sie die Erhaltung des Gleichgewichts bedingen und drittens über die Stellung des Kopfes orientieren. Bei den Säugern sind die von den Statolithen ausgehenden Reflexe außerordentlich kompliziert und äußern sich in der Haltung von Kopf, Hals, Extremitäten, in Augenstellungen und in Stellreflexen. Jeder Kopflage entspricht bei einer bestimmten Körperlage eine bestimmte Stellung der Extremitäten. Diese Reflexe sind tonisch und bleiben so lange bestehen, als der Kopf seine Lage zum Raum und zum Körper beibehält (Magnus). Sie dauern unter Umständen tage- und wochenlang, sind also unermüdbar. Mit ihnen zusammen wirken Reflexe, die vom Halsmark ausgehen. Werden alle Statolithen durch Zentrifugieren entfernt, so gehen trotzdem Dauererregungen von den Labyrinthen aus, denn wenn eins derselben ausgeschaltet wird, so lassen sich trotzdem Kopfdrehungen und Augenabweichungen hervorrufen, aber ihre Größe bleibt dieselbe, wenn die Lage im Raum etwas geändert wird. Daraus folgt, daß die Erregungen von den Maculae ausgehen und die Statolithen die Stärke derselben beeinflussen. Es scheint, daß das Maximum der Erregung eintritt, wenn der Statolith hängt, das Minimum, wenn er drückt.

Für die Beurteilung der **Funktion der Bogengänge** ist es wichtig, daß diese nicht nur auf jeder Seite den drei Dimensionen des Raumes entsprechen, sondern daß der vordere der einen Seite ungefähr in derselben Ebene liegt wie der hintere der anderen Seite (227). Wird der Kopf in einer Ebene gedreht, so bleibt die Endolymphe infolge ihrer Trägheit zunächst etwas zurück und bewegt sich im entgegengesetzten Sinne, wodurch die Cupula der in dieser Ebene liegenden Ampulle umgebogen wird und die zugehörigen Sinneszellen gereizt werden. Die Reizung erfolgt gleichzeitig auf jeder Seite. Eine Drehung in der Ebene des rechten vorderen Ganges muß auch auf die Ampulle des linken hinteren einwirken. Die umgebogenen Cupulahaare richten sich nach einiger Zeit durch ihre eigene Elastizität wieder auf, daher das Gefühl der Drehung aufhört, auch wenn diese andauert. Bei jeder Aenderung der Drehbewegung muß aber die Reizung von neuem erfolgen. Meistens werden die Bewegungen nicht genau in der Ebene eines Kanals liegen; es werden dann mehrere Bogengänge gleichzeitig gereizt werden und zusammen die Vorstellung hervorrufen. Die Ampullenerweiterung gewährt der Cupula mehr Raum und hat daneben vielleicht den Zweck, Druckschwankungen hervorzurufen, welche von den Sinneszellen wahrgenommen werden. Wird ein Bogengang der Taube durchschnitten, so bewegt sich der Kopf pendelartig in der Ebene des Ganges, und das Tier dreht sich andauernd nach rechts oder links. Wird durch einen Druckapparat die Endolymphe eines Kanals in Bewegung versetzt, so macht die Taube eine Drehung des Kopfes und der Augen in der Ebene des Kanals und in der Richtung der Strömung.

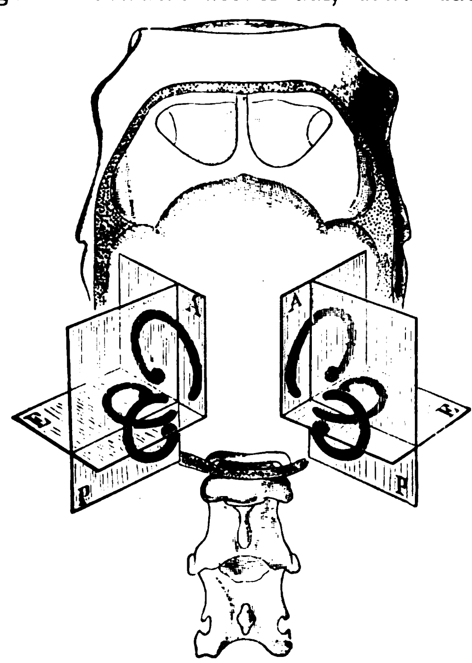


Fig. 227. Schema der Bogengänge der Taube, in deren von hinten geöffneten Schädel man hineinsieht. *A*, *P*, *E* die Ebenen des Canalis anterior, posterior und externus. Nach EWALD.

Wird auch der in derselben Ebene liegende Bogengang der anderen Seite durchschnitten, so verstärkt sich das Pendeln. Es zeigt sich anfallsweise noch nach Jahren. Das Tier kann nicht mehr fliegen und nur schwierig Futter einnehmen. Es verliert also die Fähigkeit, die Lage seines Kopfes und damit indirekt seines Körpers zu beherrschen. So erklärt es sich, daß Zerstörung der Bogengänge bei Fischen ebenso wirkt wie diejenige der Statolithenbläschen, nämlich Rollen um die Längsachse und Kreisbewegungen auslöst. Bei Drehungen des Kopfes nach einer Seite bewegen sich die Augen der meisten Wirbeltiere zunächst reflektorisch in der entgegengesetzten Richtung, später in derselben Richtung; dies gilt auch für den Menschen, wovon man sich

leicht durch Auflegen der Finger auf die geschlossenen Lider überzeugen kann. Diese Reaktion fehlt aber bei vielen Taubstummen mit veränderten Bogengängen. Ganz ähnlich verhalten sich Haie und andere Fische: bei der Reizung des horizontalen Ganges bewegt sich der Bulbus ruckweise horizontal nach dem Maul zu, bei Reizung des vorderen Bogenganges rotatorisch nach hinten und oben, bei Reizung des hinteren in derselben Weise nach vorn und unten. Werden alle Bogengänge zerstört bei einem Tier, so hören diese Bewegungen der Augen auf, und partielle Zerstörungen verändern sie. Derartige kompensatorische Bewegungen finden bei Reizung der Bogengänge und bei passiven Drehungen des Körpers nicht nur an den Augen, sondern auch an den Flossen bzw. Gliedmaßen statt und suchen den Körper vielfach wieder in die normale Lage zurückzubringen. Diese Bewegungen sind aber besonders auffällig an den Augen, da von den Fischen an bis zum Menschen jeder Körperlage eine bestimmte Stellung des Bulbus entspricht. Wir dürfen demnach in den Bogengängen die Sinnesorgane sehen, welche die Drehung des Kopfes zum Bewußtsein bringen und damit eine wichtige Rolle in der allgemeinen Körperorientierung spielen. Ferner vermitteln die Bogengänge die Empfindung der geradlinigen Bewegung nach vorn, nach hinten oder nach der Seite, wie die oben erwähnten Versuche an Meerschweinchen beweisen. Vielleicht aber werden diese Empfindungen bei schneller Bewegung verstärkt durch das Gleiten der Statoconien. Da die Bewegungen nur wahrgenommen werden, wenn ihre Geschwindigkeit sich ändert, bezeichnet man die Bogengänge besser als Empfindungsorgane für beschleunigte oder verlangsamte Bewegungen in gerader oder drehender Richtung. Bei der japanischen Tanzmaus, welche durch eigentümliche Kreisbewegungen, Taubheit, große Unruhe und Unfähigkeit zu Schwimmen ausgezeichnet ist, sollte man starke Veränderungen des Labyrinths erwarten. Solche kommen in der Tat zuweilen vor, indem nur der obere Bogengang erhalten ist oder die Sinneszellen und Nerven des CORTIschen Organs, die Macula sacculi und die Stria vascularis degeneriert sind. Bei anderen Individuen sind die Organe ganz oder fast ganz normal. Die primäre Ursache muß in gewissen, stets vorhandenen hirnanatomischen Veränderungen liegen. Die Taubheit erklärt sich aus der Degeneration der peripheren Neuronen des Nucleus cochlearis (KUIPER). Dazu kommen Degenerationen im Octavussystem des Gehirns, namentlich im DEITERSschen Kern, die sich zuweilen bis zur Rinde verfolgen lassen. Eine sichere Zurückführung der einzelnen physiologischen Befunde auf die anatomischen Verhältnisse ist noch nicht möglich gewesen. Das Ganze ist eine erbliche rezessive Eigenschaft; vermutlich hängt sie aber von mehreren Erbfaktoren ab, die verschieden kombiniert sein können, woraus sich die Variabilität des Krankheitsbildes erklären würde.

2. Das Hören durch Lagena bzw. Cochlea und Hörtheorien.

Ueber die angebliche Hörfähigkeit der Fische vgl. S. 133.

Während bis jetzt keine Beobachtungen für die Hörfähigkeit der Urodelen sprechen, ist es von vornherein wahrscheinlich, daß die zur Brunstzeit lustig quakenden männlichen Frösche und Kröten sowohl sich selbst hören als auch damit auf die Weibchen Eindruck machen. In der Tat sah COURTIS gewisse Krötenweibchen des Michigansees

direkt auf die Männchen zuschwimmen, wenn diese ihren Hochzeitsruf erschallen ließen. Auch das Laubfroschweibchen soll sich durch Töne, die dem Quaken der Männchen ähnlich sind, anlocken lassen. Weitere Beobachtungen zur Ergänzung dieser etwas dürftigen Angaben sind erwünscht. Daß sie so sparsam sind, liegt darin begründet, daß Frösche, wie die meisten Tiere, nicht auf künstliche Töne durch irgendwelche Bewegungen antworten, selbst dann nicht, wenn die Erregbarkeit durch Strychninvergiftung sehr gesteigert ist, sondern bloß auf biologische Reize, welche für das Leben des Tieres von Bedeutung sind (vgl. S. 8). Nur Laubfroschmännchen lassen sich durch lautes Sprechen oder Nachahmen des Quakens zu Lautäußerungen anregen. Zur Flucht werden sie im allgemeinen durch optische Eindrücke veranlaßt. Durch akustische Reize läßt sich nur eine Aenderung der Atembewegungen und eine bald verstärkte, bald abgeschwächte Reaktion auf Tastreize erzielen (YERKES), und zwar auch nach Entfernung des Trommelfells und der Columella. Die Verstärkung zeigt sich besonders bei den Männchen, die Abschwächung bei den Weibchen; jene werden also durch Schallreize in ihrer Aktivität angespornt, diese gehemmt. Ob die Macula neglecta oder die Papilla basilaris oder beide zusammen zum Hören dienen, ist noch unbekannt; beide besitzen eine Membrana tectoria.

Es ist bis jetzt noch nicht erwiesen, daß Schlangen hören können, und bei der straffen Verbindung der Columella (**179**) mit dem Quadratum und dem Fehlen der Paukenhöhle ist es auch nicht wahrscheinlich; andererseits zischt die aufgerichtete erregte *Naja tripudians* und *Crotalus* klappert, was auf ein Hörvermögen hinweist. Manche tropische Giftschlangen sind häufig, werden aber nur selten gesehen, weil sie sich bei Annäherung des Menschen verkriechen; sie gelten als feinhörig, aber es ist nicht erwiesen, ob sie hören oder die Bodenerschütterungen wahrnehmen. Auch für Eidechsen und Schildkröten ist der Nachweis des Hörens noch nicht sicher erbracht, obwohl die Ausbildung des Trommelfells und der Paukenhöhle kaum einen Zweifel aufkommen läßt. Wenn z. B. *Testudo graeca* sich weder bei der Paarung noch beim Fressen durch starke Geräuche stören läßt, so beweist dies noch keine Taubheit; sie reagiert vielleicht nur auf Töne, welche in Beziehung zu ihrer Lebensführung stehen. Die Geckoniden, welche Töne erzeugen, werden wohl hören können, und dasselbe dürfte für die Chamäleonen mit aufblähbaren Kopf- und Kehllappen (*Ch. gracilis, dilepis, monachus*) gelten, welche in der Erregung fauchen und knurren. Die Krokodile werden allgemein als sehr feinhörig geschildert, wofür die Tatsache spricht, daß uns bei ihnen zum erstenmal eine Schnecke entgegentritt und daß sie Töne ausstoßen. Die Weibchen der Nilkrokodile, welche auf den in den Sand $1/2$ m tief eingegrabenen Eiern Wacht halten, merken an solchen Tönen, wenn die Jungen auskriechen wollen, und scharren dann die Eier hervor. Das Hörvermögen der Vögel und Säuger ergibt sich sowohl aus der Verwendung der eigenen Stimmittel wie aus dem Verhalten gegenüber akustischen Reizen. Papageien lernen bekanntlich Worte und kurze Melodien zu wiederholen und beweisen dadurch, daß sie dieselben Klangbilder wie wir empfinden. Ich kenne einen Graupapagei, welcher, wenn er menschlichen Gesang hört, zuweilen mit richtiger Harmonie und Rhythmik einfällt.

Bezüglich der Entstehung der Gehörempfindung bei Vögeln und Säugern gilt trotz mancher Einwände zurzeit noch die HELMHOLTZsche **Resonanztheorie** fast unbestritten, nach welcher für die einzelnen hör-



baren Töne Resonatoren vorhanden sind, welche durch sie in Mitschwingung versetzt werden und dadurch bestimmte Hörzellen reizen. HELMHOLTZ nahm zuerst an, daß die Pfeilerzellen (**167** *i.pf, äu.pf*) des CORTIschen Organs infolge ihrer verschiedenen Länge auf verschiedene Töne abgestimmt seien und als Resonatoren derselben dienten. Da diese aber in dem Gehörepithel der Krokodile (**165**) und Vögel fehlen, so deutete er später die in der Basilarmembran unter dem CORTIschen Organ quer verlaufenden bindegewebigen Fasern als Resonatoren. Diese beim Menschen ca. 33 mm lange Membran ist in der Basalwindung der Schnecke am schmalsten und wird gegen die Spitze zu allmählich breiter. Die ihr eingelagerten Fasern werden beim Menschen auf ca. 24000 und mehr (s. S. 180) geschätzt, und je 5—6 verlaufen unter dem Fuß einer äußeren Pfeilerzelle (**171** A). Jene Zahl würde vollständig ausreichen um zu erklären, daß das menschliche Ohr etwa 4500 Tonstufen unterscheiden kann. Die Breite der Membrana basilaris schwankt nach HENSEN beim Neugeborenen zwischen 0,041 mm an der Basis und 0,49 mm an der Kuppe der Schnecke, nimmt also etwa um das 12fache zu. Man nimmt an, daß die längeren Fasern durch die tiefen Töne, die kürzeren durch die hohen Töne in Schwingungen versetzt werden. Die Weiterleitung geschieht in der Weise (**158**), daß die Schwingungen der Luft vom Trommelfell durch die Gehörknöchelchen auf die Perilymphe des Vestibulums, dann auf die der Scala vestibuli und der Scala tympani, weiter auf die Endolymphe der Schnecke und schließlich auf die Fasern der Grundmembran übertragen werden, deren Schwingungen dann in irgendeiner Weise den adäquaten Reiz für die Hörzellen abgeben. Von den Hörzellen geht die Erregung zentripetal zum Ganglion spirale (**166**) der Schnecke, dann zum Zentrum im Boden der Medulla oblongata (Cochleariskern) und von hier zum Zentrum in der Rinde des Großhirnschläfenlappens (I, **549** bei *12*, *13*, *14*, S. 570, 571), wo die Schallempfindung zum Bewußtsein kommt. Wahrscheinlich besitzen die Säuger aber noch ein zweites Resonatorensystem in der Membrana tectoria, worauf ich gleich zurückkomme. Die Natur arbeitet also hier, wie so oft, nach dem Prinzip der doppelten Sicherung. Es ist sogar behauptet worden, daß auch der Vestibularapparat am Hören beteiligt ist, denn KALISCHER entfernte bei Hunden auf der einen Seite das ganze Labyrinth, auf der anderen die Schnecke und konnte trotzdem angeblich noch ein Hörvermögen feststellen. Ich vermute freilich hier irgendeine Fehlerquelle, denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß das hochspezialisierte Labyrinth ein Wechselsinnesorgan sein sollte.

Bei Papageien enthält die Basilarmembran nur ca. 1200 Fasern, also viel weniger als beim Menschen, während die Länge der kürzesten (0,28 mm) und der längsten (0,50 mm) Fasern ungefähr den längeren menschlichen Fasern entspricht. Sehr zugunsten der Resonanztheorie spricht die Beobachtung (WITTMAACK, YOSHI), daß durch sehr laute einmalige Pfiffe oder Knalle derselben Tonhöhe bei Meerschweinchen und Vögeln ganz bestimmte Teile des CORTIschen Organs geschädigt werden (**228**). Es findet zunächst ein Zerfall der Sinneszellen, später ein solcher der zugehörigen Nervenfasern und Ganglienzellen im Ganglion cochleare statt, worauf sich an der geschädigten Stelle ein glattes niedriges Epithel bildet. Dieselbe Wirkung haben wiederholte oder langandauernde starke Töne. Aehnliche Degenerationen treten zuweilen ein, wenn während mehrerer Monate nicht sehr laute Schallschwingungen auf die Unterlage und dann durch den Körper zum CORTIschen Organ geleitet werden,

woraus sich die Taubheit der Eisenbahner erklärt. Solche Schädigungen sitzen hauptsächlich in den oberen Windungen der Schnecke, die durch Luft übertragenen in den unteren. Wie die Uebertragung der Faserschwingungen auf die Hörzellen stattfindet, ist noch recht dunkel, denn die Sinneszellen sitzen den Fasern nicht direkt auf (**167**, **169**). Ich vermute, daß zunächst die Endolymphe resoniert und ihre Schwingungen zu den Hörzellen weiterleitet. Auch die Pfeiler- und die DEITERSschen Zellen könnten hierbei mitwirken. Weiter ist fraglich, ob nur die dickeren Fasern der Zona pectinata (**171** A) unter den äußeren Hörzellen als Resonatoren dienen, wie HELMHOLTZ meinte, oder auch die dünneren und weniger scharf gesonderten der Zona arcuata unter den inneren Hör- und den Pfeilerzellen (WAETZMANN). Da der Mensch 8—10 Oktaven hört, so müßten die kurzen Fasern an der unteren Schnecke 8mal so stark gespannt sein als die langen, und es ist unwahrscheinlich, daß sie andauernd in solcher Spannung verharren können. Auch kennen wir keine Fasern von noch nicht $^1/_2$ mm Länge, die bei den tiefsten für den Menschen wahrnehmbaren Tönen mitschwingen.

Um diesen und noch manchen anderen Schwierigkeiten der Resonanztheorie zu begegnen, sind eine ganze Reihe anderer Hörtheorien aufgestellt worden, von denen hier nur zwei erwähnt seien.

EWALD imitierte die natürlichen Verhältnisse, indem er eine feine Membran von 8,5 mm Länge und 0,55 mm Breite in ein Aluminiumplättchen spannte, sie in die Wand einer mit Wasser gefüllten Camera acustica einsetzte und das Wasser durch Bewegung einer Membran in Schwingungen versetzte. Dann konnten auf der künstlichen Grundmembran mit dem Mikroskop Systeme von stehenden Wellen erkannt werden, die je nach der Tonhöhe und Klangfarbe ein charakteristisches Schallbild der ganzen Membran erzeugten. Die Knoten und Bäuche der Schwingungen stehen um so dichter zusammen, je höher der Ton ist. EWALD nimmt daher an, daß auch beim Menschen die ganze Basilarmembran schwingt, wodurch eine Anzahl Hörzellen in bestimmten Abständen gereizt werden. Dann aber sind die oben erwähnten lokalisierten Schallschädigungen schwer verständlich. Betrachtet man die Figuren **158** und **166**, so gewinnt man den Eindruck, daß die Schwingungen der Perilymphe zunächst auf die Membrana Reissneri und weiter durch die Endolymphe auf die Membrana tectoria und damit auf die in ihr verankerten Sinneshärchen der Hörzellen einwirken müssen. Die Breite dieser Membran nimmt wie diejenige der Basilarfasern von unten nach oben zu und beträgt z. B. beim Schwein an der Basis der Schnecke 0,038 mm, an der Spitze 0,432 mm. Sie könnte also in ihren verschiedenen Abschnitten auf die einzelnen Töne abgestimmt sein und hier bei jedem Ton ein kurzes Schallbild liefern, eine Auffassung, welche von SHAMBAUGH schon 1907 vertreten wurde, weil am unten Schneckenende des neugeborenen Schweines die Membrana basilaris oft so dick

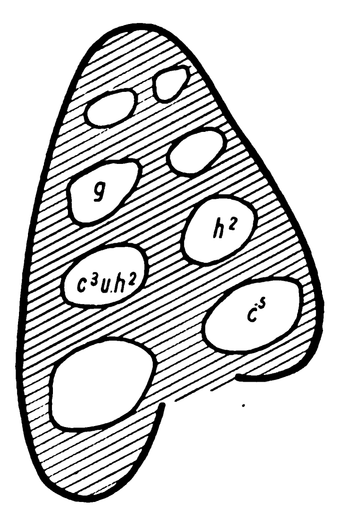


Fig. 228. Lokalisation der Schädigung des CORTIschen Organs des Meerschweinchens durch verschiedene Töne (hohe, c^5, unten; tiefe, g, oben). Nach YOSHI.

ist, daß sie gar nicht als Resonator dienen kann. Bei allen Sinneszellen ist immer das distale Stiftchen oder Härchen der reizempfindliche Teil, und da eine Membrana tectoria zuerst mit dem Hörvermögen bei Anuren auftritt und als eine modifizierte Statolithenmembran angesehen werden kann, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß ihr die Hauptrolle bei der Reizung der Hörzellen zukommt. Dann wären die Fasern der Basalmembran als ein später hinzuerworbener Reizüberträger anzusehen.

Klinische Beobachtungen (WITTMAACK) haben gezeigt, daß das CORTIsche Organ hochgradig degeneriert sein kann, ohne daß das Hörvermögen erlischt. Das letztere kann dabei noch so sehr entwickelt sein, daß der Person keine Schädigung zum Bewußtsein kommt. Das CORTIsche Organ ist in solchen Fällen zu einem gleichförmigen Epithelhügel ohne Sinneshaare und ohne Membrana tectoria rückgebildet, wobei sich aber die Nervenendigungen an den Hörzellen erhalten haben müssen. Diese Endigungen werden dann gereizt, indem die Schwingungen der Grundmembran sich auf die degenerierten Hörzellen übertragen, wobei es gleichgültig ist, ob diese noch Härchen haben oder nicht. Die Frage, warum sich bei Vögeln und Säugern ein zweites System bindegewebiger Resonatoren entwickelt hat für die eine Sorte von Sinneszellen, läßt sich folgendermaßen beantworten. Amphibien und Reptilien erzeugen fast immer nur gleiche oder wenig verschiedene Töne, nicht rasch wechselnde, sehr verschieden hohe; bei Vögeln und Säugern sind hingegen die Stimmäußerungen sehr vielseitig, wenigstens bei ihren höchsten Vertretern. In der Membrana tectoria sind die Fasern wenig isoliert, häufig sogar geflechtartig angeordnet, und benachbarte Tongebiete werden sich gegenseitig beeinflussen und die Empfindung von Mischtönen erzeugen. Hier tritt uns wieder das Ausnutzungsprinzip entgegen. Um zu einer höheren Leistung zu gelangen, werden die benachbarten Bindegewebsfasern parallel angeordnet, und es entwickelt sich ein System von Resonatoren, die gegeneinander gut isoliert sind und rasch abklingen, sobald die Erregung aufhört, wie es scheint auf Grund ihrer Eigenstruktur, ohne besondere Dämpfungsmittel. Der Mensch vermag noch Triller von $8 \times 2 = 16$ Tönen in der Sekunde deutlich zu unterscheiden, namentlich in hohen Lagen. Das verdankt er den Basilarfasern, die also das übergeordnete Resonatorensystem darstellen. Die Entstehung dieser parallelen zweckmäßigen Anordnung kann man sich rein mechanisch durch den Kampf der Teile (ROUX) vorstellen, wie in der Delfinflosse oder im Knochen. Die zufällig in der Quere liegenden Fasern wurden durch die Schwingungen am stärksten gereizt und gekräftigt und verdrängten die weniger günstig situierten. Nach dieser Auffassung ist die alte Theorie, welche in der CORTIschen Membran ein Dämpfungsmittel sieht, aufzugeben. Es ist aber zu erwarten, daß bei Vögeln wie bei Säugern noch mehrere Stufen in der Vervollkommnung der Basilarmembran durch Untersuchung verschiedener Arten gefunden werden.

VII. Phylogenetischer Rückblick auf die stato-akustischen Organe der Wirbeltiere.

Es gibt wenige Organe, bei denen sich die allmähliche Vervollkommnung so schön verfolgen läßt, wie bei den stato-akustischen Apparaten der Wirbeltiere. Freilich läßt sich das Labyrinth nicht an-



schließen an eine Statocyste irgendeiner Gruppe unter den Wirbellosen. Wir können nur vermuten, daß die Stammformen der Wirbeltiere von den Evertebraten die Fähigkeiten geerbt haben, sensibele Stellen der Haut einzustülpen zu subkutanen Sinnesbläschen. Es entstanden zunächst im Bereich des Facialis und des Vagus die Seitenorgane zur Orientierung über die Wasserströmungen als drei Längsreihen ursprünglich freier Sinneshügel, die sich später einsenkten (**87**). Eins von diesen offenen Bläschen im Facialissegment nahm Fremdkörper (Sand) von außen auf, wie es noch jetzt bei *Rhina* beobachtet wird, und wurde dadurch zu einer primitiven Statocyste. Später schloß sich das Bläschen, rückte mehr in die Tiefe und erzeugte selbst einen Statolithen. Für diese Auffassung spricht die Tatsache, daß der 7. und 8. Gehirnnerv bei niederen Wirbeltieren häufig an ihrer Wurzel zusammenhängen. Das Labyrinth wäre demnach hervorgegangen aus einem isolierten Bläschen des Lateralsystems, wie sie in ähnlicher Ausbildung in den Lorenzinischen Ampullen und den Savischen Bläschen (vgl. S. 73) vorliegen. Es diente zur Wahrnehmung der Bewegungen des Statolithen und damit zur Orientierung über die Lage im Raum. Gemeinsam ist also allen diesen Organen, daß sie die Bewegungen von Massen, sei es des umgebenden Wassers, sei es des selbsterzeugten Statolithen, perzipieren und dadurch ihre eigenen Bewegungen regulieren. Der angenommene Entwicklungsgang vom offenen zum geschlossenen Bläschen wird bei Evertebraten oft beobachtet (vgl. S. 96). Wir leiten aber das Labyrinth nicht von einer Statocyste irgendeiner Klasse unter den Wirbellosen ab, und so wird auch der durchgreifende Unterschied verständlich, daß in der Statocyste der Wirbellosen die Sinneszellen primär sind und Bogengänge fehlen, während im Labyrinth nur sekundäre Sinneszellen vorkommen und Bogengänge stets vorhanden sind. Als weitere Stützen für diese Ableitung läßt sich anführen, daß bei den Selachiern die persistierende Oeffnung der Statocyste innerhalb der dorsalen Laterallinie und unmittelbar neben gewissen Lateralpapillen liegt. In **86** (*Spinax*-Embryo) finden wir diesen Porus (*De*) dicht vor der Occipitalverbindung (*l**) der Seitenkanäle, und auch in **61** B (*Ammocoetes*) liegt das Labyrinth (*lab*) genau in der dorsalen Papillenreihe. Dazu kommen histologische Uebereinstimmungen: eine gallertige Cupula über Lateralorganen (**70**) und über den Cristae der Ampullen (**163**), die Neigung der Endorgane, durch Teilung in mehrere zu zerfallen, distale Sinneszellen und mehr basale Stützzellen (**66, 159**) u. a. Das Stadium des freien Sinneshügels, das bei den Seitenorganen so oft persistiert (vgl. S. 65), wird bei der Statocyste nur am Anfange der Ontogenie (I, **475** *hl*, S. 476) beobachtet. Die verschiedenen Stadien der Vervollkommnung lassen sich gut in Einklang bringen mit dem früher aufgestellten Stammbaum der Wirbeltiere (vgl. S. 188 und I, S. 573) und können daher als eine indirekte Bestätigung desselben gelten. Innerhalb der Präcranioten entwickelte sich aus der einfachen offenen Statocyste der Zustand von *Petromyzon* (**191**): Utriculus mit zwei Bogengängen, kleiner Sacculus ohne Lagena, 7—8 sensibele Endstellen. *Myxine* (**189**) bleibt infolge des Parasitismus durch ontogenetische Hemmung auf früher Stufe stehen, daher die Macula communis und das Fehlen des Sacculus.

Die Präselachier erwerben den dritten horizontalen Bogengang, aber noch keine Lagena und keinen Ductus endolymphaticus. Ihr Einstülpungskanal bleibt offen. Unter den Selachiern erhalten sich diese Merkmale bei *Chimaera*, welche Gattung auch in anderer Hinsicht



primitiv ist (vgl. S. 70), während bei den Squalides und noch mehr bei den Rajides (**193**, **194**) eine Lagena sich abschnürt und der Recessus utriculi, der Sacculus und der hintere Bogengang eine auffallende Tendenz haben, sich vom Utriculus abzuspalten. Ganoiden und Teleosteer (**195**) verlieren den Einstülpungskanal und bekommen dafür als Neubildung einen Ductus endolymphaticus. Ich sehe in diesem bzw. in seinem Saccus ein Reservoir für verbrauchte oder überschüssige Endolymphe, die bei den Selachiern durch den Einstülpungskanal abfließt; steigt der Druck der vom Schädelraum zufließenden Perilymphe, so tritt ein Teil der Endolymphe in den Saccus. Ebenso erwerben sie eine Lagena und zeigen in geringem Maße auch eine Neigung zur Abspaltung des Rec. utriculi. Die Dipnoi bleiben fast auf dem Stadium der Präselachier stehen, nur in der Rückbildung des Einstülpungskanals und in dem Ductus endolymphaticus erheben sie sich zu höherer Stufe. Auch bei ihnen hat sich der Recessus vom eigentlichen Utriculus abgeschnürt.

Mit dem Uebergang zum Landleben vollzieht sich bei den Urtetrapoden die große Funktionserweiterung des bis dahin nur für Bodenerschütterungen und Lageveränderungen empfindlichen Organs in einen akustischen Apparat durch die Abspaltung einer Papilla basilaris von der Mac. lagenae. Sie wird durch Ueberlagerung mit einer federnd befestigten und daher leicht mitschwingenden Membrana tectoria (**165** vom Alligator, aber ähnlich auch bei Amphibien) zur Uebertragung von Wellen besonders geeignet. Die Weiterleitung von Luftschwingungen kommt dadurch zustande, daß der Spritzlochkanal mit der Rückbildung der Kiemenatmung nicht mehr nach außen durchbricht, sondern als Mittelohrgang nur bis an die Haut heranwächst. So entsteht ein Trommelfell, und indem gleichzeitig die Hyomandibula als Stützapparat des Unterkiefers ausgeschaltet wird, da dieser allein vom Quadratum getragen wird (**174**), kann sie sich in das Cavum tympani einsenken und zur Columella werden, welche die Schwingungen des Trommelfells auf die Perilymphe überträgt (**176**). Bedenkt man, daß die Hörfähigkeit weiter die willkürliche Stimmbildung zur Folge hatte und daß auf dieser nicht nur die Brunsttöne und Warnrufe der höheren Tiere, sondern auch die menschliche Sprache und damit unsere ganze Kultur beruht, so leuchtet ein, daß wir hier an einem der wichtigsten Wendepunkte in der Geschichte der Lebewesen stehen. Der Uebergang von einem anthropoiden Affen zum *Pithecanthropus* und weiter zum Menschen ist viel weniger fundamental als der vom stummen, nichthörenden Fisch zum hörenden und seine eigenen Gefühle durch Töne äußernden Frosch. Es ist interessant, daß bei den Amphibien zuerst zwei Hörstellen auftreten, die Mac. neglecta und die Pap. basilaris, von denen sich aber in der weiteren phyletischen Entwicklung nur die letztere behauptet, wahrscheinlich weil sie günstiger zum Ductus perilymphaticus gelegen war und weil sich in ihrer nächsten Nähe eine besonders dünne Stelle in der Sacculuswandung gebildet hat, die Membrana basilaris. Ein günstiges Zusammentreffen verschiedener Umstände hat der höheren Tierwelt die wundervolle Gabe des Hörens geschenkt. Der Kampf ums Dasein zwang zur Verstärkung des Gebisses und damit zur festen Verankerung des Palatoquadratums (**173**), wodurch die Hyomandibula entlastet und frei wurde zur Umwandlung in einen Gehörknochen. Der zufällige Umstand, daß die Atmosphäre durchschnittlich 30mal mehr Sauerstoff enthält als das Wasser, trieb dipnoerartige Fische

aus dem feuchten Element ans Land, wodurch der Spritzlochkanal Gelegenheit erhielt, sich in einen schalleitenden Apparat umzuwandeln. Wie gleich hier vorweg eingeschaltet sei, hat dasselbe Moment, die Differenzierung des Gebisses am vorderen Ende der Kiefer, bei der Entstehung der Säuger aus Präsauriern dazu geführt, daß zwei weitere Elemente des Kieferapparats, das Articulare und das Quadratum, sich absonderten und zu Hammer und Amboß wurden. Den Urtetrapoden dürfen wir einen schalleitenden Apparat zuschreiben, wie er im wesentlichen jetzt noch den Anuren (**176**) zukommt. Das Fehlen des Mittelohres und des Trommelfells bei Cöciliern und Urodelen ist als eine sekundäre Rückbildung infolge einer Wiederanpassung an das Wasserleben anzusehen, was sich in ähnlicher Weise infolge der Rückbildung der Beine bei Amphisbänen und Schlangen wiederholt, denn diesen dicht am Boden und in der Erde sich bewegenden Geschöpfen konnte ein dünnhäutiges Trommelfell leicht zum Anlaß von Verletzungen und schweren Erkrankungen werden. Der Leser erinnere sich, wie leicht beim Menschen eine Mittelohrvereiterung zu einer tödlichen Gehirnerkrankung führt.

In dem zu den Sauropsiden führenden Seitenzweige verändert sich das Organ nur unwesentlich: Entwicklung der beiden Scalen (**165**), damit die Wellen der Perilymphe eine ganz bestimmte Bahn einhalten müssen, Bildung einer Fenestra cochleae mit einer Membr. tympani sec. in dem Foramen jugulare (**178**) zum Druckausgleich bei den Bewegungen der Columella und Angliederung einer Extracolumella an den Stapes aus dem Zungenbeinbogen. Nur bei einigen Sauriern, und besonders bei Krokodilen und Vögeln, kommt es zu einem wesentlichen Fortschritt (**182, 184**), indem die Lagena zu einer langen Schnecke auswächst unter beträchtlicher Vergrößerung der Pap. acustica und die Einmündung des Mittelohres in den Rachenraum sich zu einer langen Tube auszieht, wodurch das Eindringen von Nahrungsresten und anderen Störungen vermieden wird. Ein kurzer äußerer Gehörgang verlagert das Trommelfell etwas nach innen, besonders bei Vögeln. Dazu kommen ein Musc. stapedius und zwei Ohrfalten bei Krokodilen und ein Musc. tensor tympani bei Vögeln. Endlich bei Säugern entwickelt sich das ganze Organsystem zu seiner höchsten Vollkommenheit. Die Schnecke wird bedeutend länger und rollt sich dabei zur Platzersparnis ein; das CORTIsche Organ entwickelt die Pfeilerzellen (**167, 169**) als Stützelemente des ganzen Organs und die DEITERSschen Zellen als Stützen der Hörzellen, damit diese festliegen und gleichzeitig reichlich von ernährender Endolymphe umspült werden. Die Fasern der Grundmembran beurteile ich als ein sekundäres System von Resonatoren, während die Reizung der Hörzellen in erster Linie durch die Schwingungen der Membr. tectoria erfolgt. Mac. neglecta und Pap. lagenae bilden sich zurück. Das Trommelfell wandert bedeutend in die Tiefe und ist dadurch geschützt, und die lange Tube entrückt das Mittelohr von der Nähe des Rachens. Hammer und Amboß kommen hinzu (**186**) und übertragen als Winkelhebel den Druck auf die Perilymphe. Eine äußere Ohrmuschel tritt zuerst als eine überhängende Schutzfalte auf (**222**), entwickelt sich aber später zu einem Schalltrichter, indem der Schutz des Eingangs von dem Tragus, dem Antitragus und zuweilen auch von der Querfalte übernommen wird (**217**).

Diese wundervolle phyletische Reihe des stato-akustischen Apparats vom Neunauge bis zum Menschen eröffnet mancherlei Ausblicke auf



die Wege und Mittel, welche die Natur benutzt. Zunächst sind zahlreiche **Homoiologien** zu verzeichnen, d. h. unabhängig voneinander werden dieselben Wege zur Vervollkommnung in verschiedenen Familien eingeschlagen. In jedem phyletischen Seitenast haben die Ausgangsformen niedrige Bogengänge, die Endformen hohe schlanke. Man vergleiche die Bogengänge einer Schildkröte (**254** C) mit denjenigen einer Viper (**197**) oder eines Krokodils (**200**), diejenigen des Schnabeltiers (**205**) mit denen des Kaninchens (**206**). Wie gleichfunktionierende Organe eines Körpers die Tendenz haben, räumlich zusammenzurücken (vgl. 1, S. 12, 427), so haben umgekehrt solche Teile einer Anlage, welche verschiedene Aufgaben übernommen haben, das Bestreben, auseinanderzuweichen. Im ersteren Falle wird dadurch die harmonische Innervierung erleichtert, im letzteren Falle eine schädliche gegenseitige Beeinflussung vermieden. So spaltet sich bei Selachiern (**193**, **194**) und bei den Dipnoi der Recessus utriculi, welcher die Lage im Raum beurteilt, vom eigentlichen Utriculus mit den Bogengängen ab, welche die Drehbewegungen wahrnehmen. Ferner verengt sich die Oeffnung zwischen Utriculus und Sacculus bei der Eidechse *Egernia,* bei Schlangen und bei Säugern zu einem Kanal. In ähnlicher Weise trennt sich bei Vögeln und bei Säugern die Cochlea vom Sacculus durch einen dünnen Canalis reuniens ab (**158**). Eine Abschnürung der Lagena vom Sacculus tritt unabhängig voneinander bei Selachiern (**194**), manchen Teleosteern, gewissen Ganoiden und den Amphibien (**196**) ein. Ein Zerfall der Mac. neglecta in zwei Portionen erfolgt bei einigen Knochenfischen, bei Dipnoi und bei Cöciliern. Wir treffen eine starke Verlängerung der Schnecke bei manchen Eidechsen, bei Krokodilen, bei Vögeln und ganz besonders bei Säugern an. Die drei letzteren Klassen erwerben unabhängig die beiden Scalen und Vögel und Säuger ein System von Resonatoren in den bindegewebigen Fasern der Grundmembran. Ursprünglich mündet die Paukenhöhle durch eine weite Oeffnung in den Rachenraum. Manche Saurier, die Krokodile, die Vögel und die Säuger verlängern und verengern dieselbe zu einer Tuba Eustachii, um das Mittelohr vor jeder störenden Beeinflussung von der Mundhöhle her zu schützen. Dieselbe Tendenz führt bei Vögeln und noch mehr bei Säugern zur Ausbildung eines äußeren Gehörgangs (**158**, **184**). Bei Krokodilen und Vögeln kommt unabhängig voneinander eine mediane Verwachsung der beiden Tuben und eine Pneumatisierung der umgebenden Knochen zustande. Eine Membrana tympani secundaria bildet sich bei den Anuren ohne Beziehung zur Paukenhöhle, bei Sauropsiden und Säugern aber unmittelbar neben dieser. Der Saccus endolymphaticus erweitert sich bei *Protopterus,* bei Fröschen und bei Geckonen zu einem riesigen, das Gehirn umgreifenden Divertikel. Eine als Schutzfalte über dem Gehörkanal hängende Ohrmuschel entwickelt sich bei Krokodilen (**181**) und bei Säugerembryonen. Neuwelt- und Altweltaffen erwerben unabhängig voneinander einen umgekrempelten Ohrmuschelrand (**217** 10, 11). Solche Homoiologien erschweren die Aufstellung von Stammbäumen im hohen Maße und zwingen zur Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale, sonst ergeben sich widerspruchsvolle Entwicklungslinien. Unser Stammbaum der Wirbeltiere hat nicht nur die Probe an den Integumentbildungen (I, S. 220) und am Zentralnervensystem (I, S. 573), sondern auch am stato-akustischen Apparat bestanden, so daß man sicher sein kann, daß er in der Hauptsache richtig ist.



Exzessive Bildungen, die, wie es scheint, über daß Maß des Nützlichen hinausgehen, sind in diesem Organsystem sehr selten. Der eben erwähnte Saccus endolymphaticus der Anuren, welcher das Gehirn umgreift (**176**) und sich durch den Rückenmarkskanal bis weit nach hinten erstreckt, gehört vielleicht hierher, wie auch die entsprechenden kleineren Bildungen von *Protopterus* und den Geckonen (**199**). Aber es ist nicht ausgeschlossen, daß die hier aufgespeicherten Massen von kohlensaurem Kalk in Beziehung stehen zum Knochenwachstum, also nützlich sind. Die riesigen Nebenräume der Paukenhöhle mancher Schildkröten (**180**) und Krokodile sind wohl, wie auch die pneumatischen Höhlen in den basalen Schädelknochen mancher Säuger, namentlich der Wale, als Anpassungen anzusehen, welche zum Ersatz absorbierter Luft dienen.

Rückbildungen sind in der Phylogenie des statoakustischen Apparats verhältnismäßig selten aufgetreten. Die parasitische *Myxine* (**189**) macht einen viel primitiveren Eindruck als *Petromyzon* (**191**), ist aber wohl sekundär durch ontogenetische Hemmung vereinfacht worden. Die Mac. neglecta und die Pap. lagenae bilden sich bei den Säugern zurück, weil die Pap. acustica sich enorm vergrößert hat. Es zeigt sich darin das bekannte Prinzip des kompensatorischen Wachstums benachbarter Organe. Die Rückbildung der Paukenhöhle erfolgt als Anpassung bei Wasserformen (Urodelen, Cöcilier) und den dicht am Boden oder in der Erde lebenden Amphisbänen und Schlangen. Ihre erste Stufe ist die Rückbildung des leicht verletztbaren Trommelfells. Sie zeigt sich schon bei dem viel in Erdhöhlen lebenden *Sphenodon* (**177**) und bei *Anguis*. Auf der zweiten Stufe verschwindet die ganze Paukenhöhle. Auf der dritten bildet sich auch die Columella zurück. Bei den in der Erde lebenden Blindschlangen (*Typhlops*) erhält sich nur noch die Fußplatte derselben, und auf derselben Stufe stehen *Triton* und *Siren*, nur daß bei ihnen das Operculum die Fenestra vestibuli verschließt. Nicht recht verständlich ist die früher (S. 186) geschilderte Rückbildung bei einigen Anuren, namentlich bei *Bombinator*, welche Gattung ihren ganzen schalleitenden Apparat einschließlich der Columella verliert, aber trotzdem hören kann. Auch bei der Ohrmuschel lernten wir (S. 231) mancherlei Rudimentationen unter dem Einfluß des Aufenthalts im Wasser oder in der Erde kennen.

Sehr häufig benutzt die Natur bei phyletischen Veränderungen ein Verfahren, daß ich im Vorstehenden als das Ausnutzungsprinzip bezeichnet habe. Unter dem Zwange der äußeren Verhältnisse gerät eine Art in eine neue Situation, in welcher sie sich nur dadurch behaupten kann, daß sie irgendein Organ oder eine Struktur in einer ganz neuen Weise benutzt. Die beim Uebergang zum Landleben überflüssig gewordene erste Kiemenspalte erreicht noch die äußere Haut, bricht aber nicht durch. So kann die Verschlußplatte als Trommelfell, der Gang selbst als Paukenhöhle, die vorher schon als Kieferträger außer Funktion gesetzte Hyomandibula als Columella verwertet werden. Ebenso werden auf höherer phyletischer Stufe das Articulare und das Quadratum nicht einfach rückgebildet, sondern als Gehörknöchelchen benutzt. Vielfach vollzieht sich bei solchen Veränderungen ein Funktionswechsel, in anderen Fällen wird aber auch eine indifferente Struktur oder eine Neubildung ausgenutzt, so z. B. die bis dahin nicht vorhandene Verschlußplatte als Trommelfell.

Eine nähere Ueberlegung zeigt, daß die Mehrzahl der Veränderungen, welche aus der einfachen Lateralpapille schließlich im Laufe



der Jahrtausende das hochdifferenzierte Gehörorgan des Menschen machten, auf zufälligen Mutationen beruht haben müssen, wobei die natürliche Selektion alles Minderwertige ausmerzte. Das Einsinken jener Papille unter die Haut zu einem Bläschen, die Gliederung desselben in Utriculus und Sacculus, die Entstehung der statischen Funktion nach dem Auftreten eines Statolithen, die Bildung einer Membrana tectoria und die dadurch veranlaßte Umwandlung der seismischen Funktion der Pap. basilaris in eine akustische, die Verlagerung der Hyomandibula in die erste Schlundspalte, das Auswachsen des Ostium pharyngeum in eine lange Tube bei Krokodilen, Vögeln und Säugern, die Schutzfalte der Ohrmuschel, diese und viele andere Etappen in dem Vervollkommnungsprozeß können nicht als Gebrauchswirkungen aufgefaßt werden. Es bleibt nur die selektionistische Erklärung übrig. Ich bezweifle nicht, daß manche Fortschritte auch im LAMARCKschen Sinne gedeutet werden können: der funktionelle Reiz mag die ursprüngliche Mac. communis so vergrößert haben, daß sie in mehrere Endstellen zerfiel; desgleichen mag das Auswachsen der Pap. basilaris zum langgestreckten CORTIschen Organ auf einem solchen Reiz beruhen. Die vorwiegend progressive Bewegung jedes Wirbeltiers mag zu der bedeutenderen Größe des vorderen Bogenganges geführt haben, denn dessen Wände wurden hierbei vornehmlich gereizt. Die Vergrößerung der Ohrmuschel hängt vielleicht mit ihrer Beweglichkeit durch Muskeln zusammen, und die Ausbildung des Squamosodentalgelenks der Säuger (188 G) kann dadurch entstanden sein, daß bei gesteigerter Kautätigkeit die vorderen Zähne besonders benutzt wurden und sich vergrößerten, während die hintersten Zähne sich kompensatorisch verkleinerten, was zur Abstoßung der hintersten Kieferelemente führte; daß ferner das neue dentale Hinterende des Unterkiefers durch Kaumuskeln gereizt, vergrößert, in das Squamosum gepreßt und in den Condylus verwandelt wurde. Aber selbst wenn man diese Liste aktiv erworbener Anpassungen noch um einige Beispiele vermehrte, wird man die große Masse der Merkmale auf zufällige Mutationen zurückführen müssen, da man ihr Auftreten nicht in Beziehung zur Lebenstätigkeit setzen kann.

Bei der Erforschung der Phylogenie des stato-akustischen Apparats der Wirbeltiere sind wir ganz überwiegend auf die vergleichende Anatomie angewiesen. Diese liefert, wie ich im vorstehenden gezeigt zu haben glaube, ein ziemlich lückenloses und widerspruchsfreies Bild. Die ontogenetischen Ergebnisse sind leider voller Widersprüche, häufig selbst bei nahe verwandten Formen, wie an den Gehörknöchelchen und dem Ductus endolymphaticus gezeigt wurde. Bezüglich des letzteren sieht sich KEIBEL, um die Homologie des Ductus mit dem Einstülpungskanal zu retten, zu der sehr bescheidenen Forderung gezwungen, daß zur Begründung der Homologie der Nachweis genüge, daß der Ductus „aus dem Material des Ohrbläschens sich bildet, das in der Umgebung der Abschnürungsstelle des Labyrinths von der Epidermis gelegen ist“ (AfmA, 89, 1917, 238). Dieser Satz gleicht einer Bankerotterklärung, denn die „Umgebung“ ist ja in keiner Weise begrenzt. Mir scheint, daß nach dem Verlauf der Ontogenie der verschiedensten Wirbeltiere der Ductus nicht mit dem Einstülpungskanal identisch sein kann, sondern eine Neubildung sein muß, und da dieser Schluß sich mit den anatomischen Tatsachen wohl verträgt, halte ich ihn für richtig. Bezüglich anderer Verhältnisse liefert die Ontogenie

eine willkommene Stütze der vergleichend-anatomischen Schlüsse, z. B. in dem ersten Auftreten einer freien Sinnespapille, in dem Einsinken derselben innerhalb einer sich von der Haut abschnürenden Blase, in der Spaltung der Endstelle zu mehreren Maculae, in der Entstehung des Hammers aus dem Gelenkende des Unterkieferknorpels, in derjenigen des Steigbügels bei manchen Gruppen aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens, in der zuerst als übergeklappte Falte auftretenden Ohrmuschel usf. Stets aber bleibt die vergleichende Anatomie die eigentliche Führerin bei der Deutung der Tatsachen.

Kapitel VII.

Temperaturorgane.

Wohl alle Tiere sind für Temperaturunterschiede empfindlich, wie die Tatsachen der geographischen Verbreitung beweisen. Trotzdem ist über Temperaturorgane (Calororeceptoren) so gut wie nichts bekannt, und es ist daher nicht unmöglich, daß diese Empfindungen bei vielen Tieren ohne besondere Endorgane durch direkte Reizung der freien Nervenendigungen hervorgerufen werden. Beim Menschen sind ohne jeden Beweis die RUFFINIschen Endgeflechte (**33**) als Wärmeorgane, die modifizierten PACINIschen (GOLGI-MAZZONIschen) Lamellenkörperchen (**36**) als Kälteorgane gedeutet worden. Die letztere Auffassung läßt sich nicht allgemein aufrecht erhalten, weil Versuche an Menschen (S. 40) beweisen, daß die Kältereceptoren sehr oberflächlich liegen und daher wohl in den intraepithelialen freien Nervenendigungen zu suchen sind. So unangenehm es für uns ist, so zweckmäßig ist es, daß wir die schädigende Kälte möglichst rasch wahrnehmen. Ich beschränke mich hier auf einige physiologische Angaben über die Temperaturempfindungen. Im allgemeinen wird durch Temperaturerhöhung eine Steigerung, durch Erniedrigung eine Verlangsamung der Lebenserscheinungen hervorgerufen. Geht der Reiz über eine gewisse Intensität hinaus, so tritt Bewegungslosigkeit ein (Wärme- oder Kältestarre). Sehr häufig veranlassen thermische Reize dieselben Reaktionen wie mechanische, z. B. Kontraktionen, Fluchtbewegungen u. dgl. Schon Amöben kriechen nach der kälteren Seite, wenn eine erwärmte Nadel auf das Deckglas gesetzt wird. Erzeugt man in einem Wasserbecken ein Temperaturgefälle von der einen zur anderen Seite, so sammeln sich Flagellaten und Ciliaten in einer bestimmten „optimalen“ Zone an, z. B. Paramäcien bei 24—28° C. Polypen reagieren auf Reize durch Kontraktionen des Körpers oder Tentakelbewegungen. Manche niederen Tiere (Hydra, Rädertiere, Planarien) bewegen sich planlos bald nach der wärmeren, bald nach der kälteren Seite, wenn das Wasser auf der einen Seite des Beckens erwärmt wird. Sie vermögen also nicht die Richtung zu erkennen, aus welcher der Temperaturreiz kommt. Regenwürmer kriechen bei Kälte nicht aus ihren Röhren. Landasseln bemerken mit Hilfe ihrer Antennen einen mäßig erwärmten



Glasstab auf eine Entfernung von 1—2 cm hin und weichen ihm aus. *Limulus* ist außerordentlich empfindlich gegen kleine Temperaturschwankungen und findet hierdurch zur Laichzeit den Weg aus dem tieferen Wasser in die seichten Küstengebiete. Liegt das Tier ruhig im Trocknen auf dem Rücken, so genügt meist schon die Annäherung der Hand oder irgendeines anderen warmen Gegenstandes, um es zu erregen. Besonders empfindlich sind die Seiten des Körpers und die Spitzen der Extremitäten. Eine Durchschneidung der Hautnerven hebt diese Empfindlichkeit auf. Ameisen bringen ihre Larven und Puppen je nach der Temperatur in tiefere oder höhere Schichten des Nestes oder direkt in die Sonne. *Formica sanguinea* bezieht sogar im Frühjahr ein freigelegenes Sommernest, im Herbst ein tiefer zwischen Wurzeln befindliches Winternest. Wird die Feuerwanze, *Pyrrhocoris apterus*, in ein Gefäß mit Temperaturgefälle gebracht, so sammelt sich die Mehrzahl der Tiere bei 28° C, und bei 33° treten Schreckreaktionen ein. Die Temperatur wird hauptsächlich mit den Fühlern wahrgenommen, denn nach Entfernung derselben verteilen sich die Tiere viel unregelmäßiger. Bienen verlassen bei unter 8° nicht den Stock und benutzen vielleicht die sog. Forelschen Flaschen (**264**, s. Geruchsorgane) als Thermoreceptoren. Ameisen bemerken Temperaturunterschiede von $^1/_4$° C. Das Temperaturoptimum mancher Tiere hängt wie beim Menschen etwas ab von der Außentemperatur — im Winter sind wir schon mit einem mäßig warmen Zimmer zufrieden —, und vielleicht ist dies ein allgemeines Gesetz. Für *Gryllus domesticus* ist dieses Optimum im Dunkeln bei 23° C, im Licht bei 27° C, weil, wie ich annehme, die dunkle Umgebung die kältere ist; bei *Formica rufa* schwankt es, je nach der Außentemperatur, zwischen 25 und 32° C. *Chiton tuberculatus* soll für Kälte- und Wärmereize fast unempfindlich sein.

Unter den Wirbeltieren ist bis jetzt der Mensch auf seine Temperaturempfindlichkeit am genauesten untersucht worden. Es hat sich gezeigt, daß die Empfindungen für Kälte und Wärme unabhängig voneinander sind und daher Kälte- und Wärmenerven angenommen werden müssen. Wo sie in der Haut endigen, entsteht dann ein „Kälte- oder Wärmepunkt" (**31**). Dasselbe gilt für die Schmerznerven, welche frei in der Haut endigen. Da die Kälte viel eher schädlich wirken kann als die Wärme, so ist unsere Haut besonders empfindlich für niedere Temperaturen. Auf einen Quadratzentimeter Hautoberfläche kommen 6—23 Kältepunkte, bis zu 3 Wärmepunkte und ca. 13 Schmerzpunkte. Obwohl die Kälte- und Wärmenerven im allgemeinen durch niedere bzw. höhere Temperaturen gereizt werden, reagieren sie doch auch auf einen starken Reiz der entgegengesetzten Art. So erklärt es sich, daß zuweilen durch Eintauchen in heißes Wasser ein Kälteschauer ausgelöst wird und daß Nervenkranke zuweilen nach dem Auflegen von Eisstücken das Gefühl von Wärme haben; man spricht in solchen Fällen von paradoxen Temperaturempfindungen. Der Rand der Cornea und die Conjunctiva bulbi sollen allein Kälte empfinden können, und da hier außer freien Nervenendigungen nur die modifizierten Pacinischen (Golgi-Mazzonischen) Körperchen vorkommen (**37** A), so hat man sie als die Kälteorgane erklärt. Eine Berührung mit einem warmen Gegenstande wird an diesen Stellen als temperaturlos oder bei Hitze als Schmerz empfunden. Gegen diese Deutung spricht jedoch, daß die Golgi-Mazzonischen Körper nur hier und da vorkommen (s. S. 45)

und in der Haut selten sind, die Kälteempfindung der Haut kann also nicht von ihnen ausgehen. HÄGGQUIST fand in exstirpierten Kältepunkten überhaupt keine Endkörper, sondern nur einen glatten Muskel, der sich vielleicht bei Kälte zusammenzieht und dadurch eine gewisse Blutleere erzeugt, die als Kälte wahrgenommen wird, durch die freien Nervenendigungen. Diese Mitwirkung eines Muskels bei einer so weit verbreiteten Empfindung erscheint sehr unnatürlich, zumal man mit der Auffassung, daß jene Endigungen die Kältereceptoren sind, auskommt.

VIII. Kapitel.

Geruchs- und Geschmacksorgane (chemische Sinnesorgane).

Eine Empfindlichkeit für chemische Reize kommt schon den Protozoen zu; bei *Paramaecium caudatum* ist die chemische Reizbarkeit auf das Vorderende beschränkt, während sie bei *Stentor polymorphus* der ganzen Oberfläche zukommt. Jede starke chemische Substanz ruft eine Fluchtbewegung der Infusorien hervor, wenn sie mit ihr in Berührung kommen. Es ist bis jetzt nicht erwiesen, daß sie ihre Nahrung auf gewisse Entfernung hin riechen, wohl aber daß sie eine Wahl ausüben, welche auf ein Schmecken hinweist. Ein *Stentor* oder ein *Paramaecium* strudelt alle kleinen Partikel in die Mundöffnung und stößt die unverdaulichen später wieder aus. Gelangt aber etwas sehr Unangenehmes in den Körper, so wird es sofort durch einen umgekehrten Wimperstrom wieder herausbefördert. Wenn man einer Amöbe dicht nebeneinander ein Globulin- und ein Glaskörnchen darbietet, so wird nur ersteres umflossen.

Geruchs- und Geschmacksorgane sind bei niederen Tieren häufig weder morphologisch noch physiologisch scharf voneinander zu trennen, so daß es zweckmäßig ist, sie als Organe des chemischen Sinnes zusammenzufassen. Sie erkennen und unterscheiden die Stoffe, indem diese auf Grund ihrer chemischen Zusammensetzung einen spezifischen Reiz auf die Sinneszellen ausüben. Häufig wird dieser Reiz nicht von dem ganzen Molekül, sondern nur von einer bestimmten Atomgruppe ausgeübt. Als „Osmophore" werden z. B. die geruch-erregenden Atomgruppen der Aromatica beseichnet. Nach der gewöhnlichen Auffassung wirken beim Geruch gasförmige, beim Geschmack feste oder flüssige, in Wasser gelöste Teilchen auf die Sinneszellen ein. Es ist aber fraglich, ob sich diese Definition immer streng durchführen läßt, denn die Geruchsorgane der Wassertiere werden immer vom Wasser umspült und die Riechzellen der Landtiere werden wohl immer durch Drüsenzellen oder Gewebesäfte feucht gehalten, so daß der flüchtige Riechstoff sich vermutlich zuerst in Wasser oder Schleim löst, d. h. sich molekular in ihm verteilt, und dann erst die Sinneszelle reizt, indem er sich zersetzt und dadurch Energie freimacht.



Daher sind viele Forscher der Ansicht, der ich mich auch anschließe, daß beim Riechen wie beim Schmecken die Reizstoffe in in Wasser gelöster Form wirken. Eine Ausnahme bilden vielleicht einige Riechorgane von Arthropoden, z. B. die Riechkegel der Diplopoden (**24** *k*), welche angeblich direkt von der Luft berührt werden. Aber vielleicht liegt an ihrer Spitze etwas Flüssigkeit. Die „Porenorgane“ (**25** E) werden wahrscheinlich von einer dünnen Chitinhaut bedeckt, so daß auch sie nicht direkt vom Duftstoff gereizt werden, sondern dieser muß sich erst im Zellsaft lösen. Daher ist es richtiger, bei der Unterscheidung von Geruchs- und Geschmacksorganen von der ursprünglichen Beschaffenheit der Reizstoffe auszugehen. Wir sprechen also von Riechen bei Wahrnehmung von Stoffen, welche Gase sind oder Gase ausströmen, von Schmecken bei Wahrnehmung von Flüssigkeiten oder gelösten festen Körpern.

Eine Einteilung dieser Sinnesorgane läßt sich nicht durchführen ohne Berücksichtigung der Bedeutung, welche sie für die Erhaltung des Lebens besitzen. Die Geschmacksorgane sind Hilfsapparate des Darmkanals, denn sie dienen ausschließlich zur Beurteilung von Nährstoffen; die Geruchsorgane spielen eine viel umfassendere Rolle. Sie dienen nicht nur zum Aufsuchen der Nahrung, sondern sehr häufig zum Finden des anderen Geschlechts oder geeigneter Wohnplätze, oder zur Prüfung, ob die umgebenden Medien, Wasser oder Luft, die richtige Beschaffenheit haben. Sie sind also allgemeine Orientierungsorgane wie die optischen und akustischen Apparate. Das Geschmacksorgan ruft, abgesehen vom Menschen, fast nur Reflexe der Ernährungsorgane hervor. Als bemerkenswerte Ausnahme sei erwähnt, daß bei der amerikanischen Grille *Oecanthus fasciatus* FITSCH das Männchen auf dem Rücken der Hinterbrust eine Drüse besitzt, deren Sekret vom Weibchen vor der Kopulation begierig aufgeleckt wird, wobei es auf den Rücken des Männchens steigt. Etwas Aehnliches ist kürzlich bei der Schabe *Phyllodromia germanica* beobachtet worden: das ♂ bringt vor der Kopulation seinen Hinterleib möglichst nahe an den Kopf des ♀, und dieses beleckt dann die freigelegte Rückendrüse des ♂, welches darauf zur Begattung schreitet. Hier lösen also Geschmacksorgane sexuelle Reflexe aus. Die Geruchswahrnehmungen aber können, wie allbekannt, auf die verschiedensten Teile des Körpers einwirken und Bewegungen aller Art hervorrufen. Als dritter Gesichtspunkt für die Unterscheidung von Riechen und Schmecken sei erwähnt, daß beim Riechen die Stoffe meist in starker Verdünnung wirken, beim Schmecken in viel konzentrierterer Form. Die Riechschleimhäute sind also viel empfindlicher als die Geschmacksepithelien. PARKER fand z. B., daß die ersteren beim Menschen für Aethylalkohol 24000mal empfindlicher sind als die letzteren. Da Gase sich in der Luft und im Wasser rasch ausbreiten, so besteht ein vierter sehr wichtiger Gegensatz darin, daß die Geruchsorgane sehr häufig aus der Ferne gereizt werden, während die Geschmacksorgane bei Landtieren direkt mit den zu prüfenden Stoffen in Berühung kommen und auch im Wasser nahe an sie herangebracht werden müssen. Daher treffen wir die Geschmacksorgane fast immer am Munde oder in dessen Nähe an, während die Geruchsorgane überall an der Körperoberfläche oder in Höhlungen derselben liegen können. Beispiele, daß Geschmacksorgane in einiger Entfernung vom Munde sich befinden, sind nicht häufig: bei den Actinien sind die Tentakeln, nicht die Mundscheibe der Sitz der Geschmacksempfindung



Garneelen können mit den Endgliedern der Thoracalbeine, Seesterne mit den Füßchen und der Wels *Amiurus* mit den Sinnesknospen des Rumpfes schmecken. Die Fernwirkung ist für die Geruchsorgane so charakteristisch, daß man auch bei Wassertieren ihr Vorhandensein annehmen darf, sobald sie zu wittern vermögen. Wird ein Kadaver ins Meer geworfen, so sammeln sich oft in kurzer Zeit Haie um ihn. Bringt man einen Sack mit Futter in ein Aquarium mit Scyllien, so werden sie unruhig, während sie nicht erregt werden, wenn ihnen die Nasenschleimhaut ausgekratzt ist. Es wäre unrichtig, ihnen eine Nase bloß deshalb abzusprechen, weil durch die Beobachtung noch nicht sicher entschieden ist, ob gasförmige oder flüssige Teilchen den Olfactorius reizen. Da viele Gase im Wasser diffundieren, so wird man diesen Vorgang hier annehmen dürfen, obwohl es feststeht, daß manche riechende Körper im Wasser keine Fernwirkung ausüben. Wird etwas Kampfer, Naphthalin oder Chloroform unter Wasser gebracht, so üben diese Stoffe auf Wasserkäfer, Wasserschnecken, Egel und den Amphioxus nur bei unmittelbarer Berührung einen Reiz aus, aber nicht in geringer Entfernung, ein Zeichen, daß von ihnen nur sehr wenige Gasteilchen an das Wasser abgegeben werden. Da die Diffusion der Gase im Wasser viel langsamer erfolgt als in der Luft, so spielen die Geruchsorgane bei Landtieren eine weit größere Rolle als bei Wassertieren und neigen bei vierfüßigen Wirbeltieren zur Rückbildung, wenn die Art an das Wasserleben angepaßt ist (Wasserschlangen, Wale u. a.). In der Luft breiten sich die Gase nach allen Seiten aus, und da sie sich dabei immer mehr und mehr verdünnen, findet das Tier die Richtung, indem es dem stärkeren Reize folgt. Gerüche pflanzen sich aber nicht mit gleichförmiger Geschwindigkeit fort, sondern nach dem STEFANschen Gesetz wird ihre Fortbewegung um so langsamer, je entfernter die Reizquelle ist. Daher hört praktisch die Wirkung eines Riechstoffs in einer bestimmten Entfernung auf.

Zusammenfassend können wir bezüglich der Unterscheidung von Riechen und Schmecken sagen: für die Geruchsorgane von Wasser- und Landtieren ist charakteristisch die Fernwirkung, die Prüfung von Gasen und ihre Verwertung im Dienste der verschiedensten Lebensaufgaben; für die Geschmacksorgane die Nahwirkung und die Prüfung von flüssigen oder festen, in Wasser gelösten Nährstoffen. Versagen diese Gesichtspunkte in einzelnen Fällen, so spricht man wohl allgemein von einem „chemischen Sinne“, z. B. wenn die Rückenhaut eines Blutegels eine dünne Chininlösung wahrnimmt. Wenn HENNING meint, mit dieser Bezeichnung sei so wenig gesagt, daß sie besser vermieden werde, denn auch die Ernährung, die Atmung, viele Schmerzempfindungen u. a. beruhten auf chemischen Reizen, so stimme ich dem nicht bei, denn mit jener Bezeichnung soll gesagt sein, daß der chemische Reiz zum Erkennen, zur Orientierung dient. Die experimentelle Prüfung, ob ein Geruchs- oder Geschmacksorgan vorliegt, wird nicht selten dadurch sehr erschwert, daß der benutzte Körper, etwa Ammoniak oder irgendeine Säure, einen ätzenden Reiz auf die Tastapparate oder freien Nervenendigungen der Haut ausübt und dadurch eine Schmerzreaktion veranlaßt. Es dürfen daher in erster Linie nur solche Stoffe benutzt werden, welche der natürlichen Lebenssphäre des Tieres entstammen. Riechorgane können bei niederen Tieren auch fehlen, indem sie sich bei der Nahrungssuche nur von Gesichts- oder Tasteindrücken leiten lassen oder Stoffe ihrer nächsten Umgebung (Plankton, Sand, Schlamm)





ohne Prüfung herunterschlingen. Die Geruchsorgane der Landtiere sind in der Regel so eingerichtet, daß sie möglichst ausgiebig mit Luftströmungen in Verbindung kommen; daher bewegen manche Insekten (Ichneumoniden) ihre Fühler, an denen die Riechborsten sitzen, beständig hin und her, und bei den Wirbeltieren tritt die Nase in enge Beziehung zu den Atmungsorganen, um beständig mit frischer Luft in Berührung zu kommen. Die Sinneszellen der Geruchs- und Geschmacksorgane sind bei Wirbellosen stets primär, während bei den Wirbeltieren in der Riechschleimhaut primäre, im Geschmacksorgan sekundäre Zellen angetroffen werden. Sie laufen in zarte Stäbchen aus, falls nicht durch eine derbe Chitinhülle besondere Verhältnisse hervorgerufen sind. Für phyletische Studien sind die Geruchs- und Geschmacksorgane der Wirbellosen wenig geeignet, da sie in ihrer Lage und im Bau oft bei nahen Verwandten sich unterscheiden, und ähnliche Bildungen (Wimpergruben, Sinnesknospen) in ganz verschiedenen Stämmen wiederkehren. Nur das Osphradium der Mollusken macht eine Ausnahme.

A. Coelentera.

Die Hohltiere scheinen nicht riechen zu können, wenigstens liegen keine Beobachtungen vor, daß sie auf in der Ferne befindliches Futter reagieren. Dagegen können viele von ihnen schmecken. Bei den Actinien sitzen die hierzu dienenden Sinneszellen in den Tentakeln. Ein Stückchen Sardinenfleisch oder auch ein Ballen Filtrierpapier, welcher mit dem Safte desselben getränkt ist, wird von den Fühlern festgehalten und zum Munde geführt. Dagegen ist die Mundscheibe hierfür unempfindlich. Man kann ein Stück Fleisch neben die Mundöffnung legen, ohne daß das Tier davon Notiz nimmt. Bei der Hydromeduse *Carmarina hastata* sind allein die besonders langen Fühler des Glockenrandes chemisch reizbar. Die Rippenqualle *Beroe ovata* ist auf der ganzen Haut für gewisse Stoffe empfindlich, und dies gilt besonders für einen bandförmigen Streifen innerhalb des Mundrandes. Die Polfelder (**97**) dienen weder zum Riechen, noch sind sie überhaupt ein chemisches Sinnesorgan.

B. Vermes.

Die Turbellarien besitzen, wie wiederholt festgestellt wurde, die Fähigkeit, ihre Nahrung auf ziemlich weite Entfernung hin zu wittern, nämlich wenn die Wasserströmung ihnen hierbei zu Hilfe kommt. VOIGT machte in dieser Beziehung interessante Beobachtungen an der in Quellbächen des Rheinthals lebenden *Polycelis cornuta.* Er legte einen aufgeschnittenen Frosch 15 Schritt unterhalb der Quelle in das Wasser und sah nun in kurzer Zeit eine Menge Würmer unter den stromabwärts gelegenen Steinen hervorkommen, so daß schließlich ein großer Wanderzug von vielen Hunderten von Tieren sich auf den Köder zu bewegte. Nach 10 Minuten war die Wirkung 5—10 Schritt unterhalb des Frosches zu beobachten, nach 20 Minuten 6—14 Schritt, nach 1 Stunde 9—15 Schritt, nach $6^1/_2$ Stunden bis 34 Schritt. Versuche mit anderen Süßwasserplanarien haben ergeben, daß nur dünne Lösungen eine anziehende Wirkung ausüben, welche sich bei stärkerer Konzentration in ihr Gegenteil umkehrt. Das Riechvermögen scheint individuell zu variieren, denn in Aquarien ohne Strömung findet manche



Planarie den Köder nicht. Als Geruchsorgane sind Sinneszellen anzusehen, welche hauptsächlich an den Fühlern oder am Kopfrande der Turbellarien sitzen, und zwar an den rhabditenfreien Hautstellen. Werden beide Fühler der *Pol. cornuta* abgeschnitten, so reagieren die Tiere viele weniger auf den Geruch des Köders. Abgeschnittene Köpfe finden zuweilen den Köder. Bei manchen Strudelwürmern erscheinen diese „Auricular-Sinnesorgane" in der Form von „Wimpergrübchen" des Kopfes (**229**) oder als quere Wimperrinnen und Ringfurchen. Sie tragen sehr lange Cilien und legen sich direkt an das Gehirn an oder werden von einer Schicht von Ganglienzellen umgeben. Die Cilien oder Borsten sind anzusehen als die Endorgane der Neuronen. Deutlich tritt dieser Zusammenhang hervor bei den Landplanarien, welche am Rande des Vorderkörpers eine Anzahl vom Gehirn versorgter Riechgruben aufweisen (**230**). Ein echtes Epithel von Sinneszellen fehlt am Boden derselben, indem die Sinneshaare übergehen in die mehr in der Tiefe liegenden Neuronen. Jedes Haar schwillt an seiner Basis zu einem kleinen Knopf an. In der Nähe der Grübchen liegen Tastpapillen, in welche die Ausläufer des Hautnervenplexus eintreten.

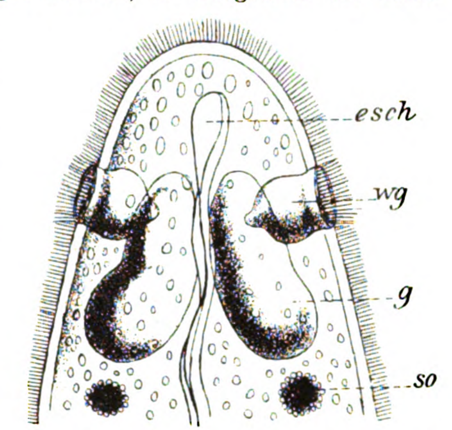


Fig. 229. Vorderende eines Turbellars, *Stenostomum leucops*, nach v. GRAFF. *wg* Wimpergrube, *g* Gehirn, *so* schüsselförmiges Organ, *esch* Nierenschlinge.

Aehnlichen Geruchsorganen begegnen wir bei den **Nemertinen** in den sog. Cerebralorganen. Es sind paarige Einstülpungen der Kopfhaut von sehr verschiedener Gestalt und Komplikation, welche entweder durch Nerven mit dem Gehirn in Verbindung stehen oder

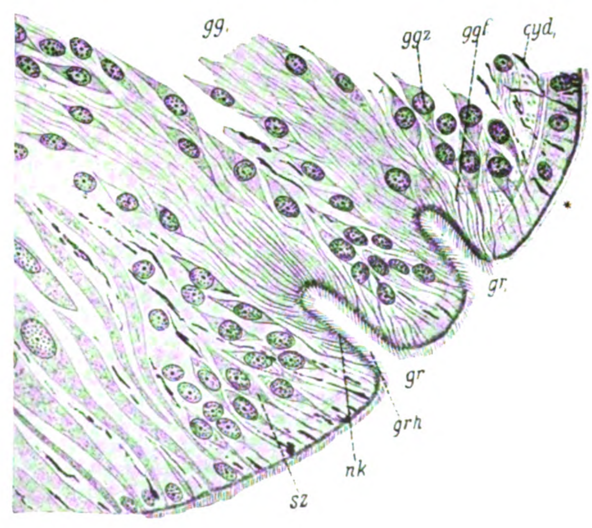


Fig. 230. Querschnitt durch die Sinnes- und Drüsenkante (*drk*) des Kopfes der Landplanarie *Geoplana rufiventris*, nach v. GRAFF. *cyd* cyanophile Schleimdrüse, *dr* Kantendrüse, *gg* Grübchennerv, *ggf* Fortsatz desselben, *ggz* Sinneszellen des Grübchens, *gr*, gr_1 Sinnesgrübchen, *grh* Sinneshärchen derselben, *nk* Basalknopf derselben, *sz* Sinneszelle der Kante, * Beginn des dorsalen Epithels.

sich diesem anlegen und mit ihm mehr oder weniger verwachsen. Das Flimmerepithel der Einstülpung sorgt dafür, daß beständig Wasser hindurchströmt, dessen Qualität dann von Sinneszellen mit Stäbchen geprüft wird. Außerdem sind häufig große Pakete von Drüsenzellen vorhanden. Fig. **231** zeigt einen Längsschnitt durch das Organ einer Lineide, welche Familie jederseits einen tiefen „Kopfspalt" aufweist. Aus der tiefsten Stelle desselben entspringt der Kanal des Cerebralorgans und legt sich sichelförmig gebogen (*Ch*) eng an das dorsale Ganglion (*uZDG*), dessen Zellen einen dichten Belag an der medialen Seite des Kanals bilden. Zwei Drüsenpakete (*Drzv*, *Drzh*) entleeren ihre Sekrete in ihn. Von der Mündung bis zum vorderen Paket ist der Kanal mit langen Cilien ausgekleidet. Von hier an weiter nach hinten trägt die mediale Wand kurze Cilien, während die sehr viel höheren lateralen Zellen mit schnabelartigen Fortsätzen aus verklebten Cilien enden (**232**). Auf dem Querschnitt sieht man je 6 derselben, 2 äußere Grenzzellen und 4 kleinere zwischen ihnen. Zwischen den medialen und lateralen Zellen sollen die Ausläufer der Ganglienzellen frei im Kanal enden (BÜRGER), also vermutlich mit steifen Haaren. Viele Schnurwürmer besitzen ferner jederseits vor dem Gehirn eine querverlaufende flimmernde „Kopffurche", welche vielleicht ebenfalls dem chemischen Sinne dient. Das an der Spitze des Kopfes gelegene flimmernde „Frontalorgan", welches ein und ausgestülpt werden kann und je nachdem als Grube oder Kegel erscheint, wird als Tastorgan angesehen.

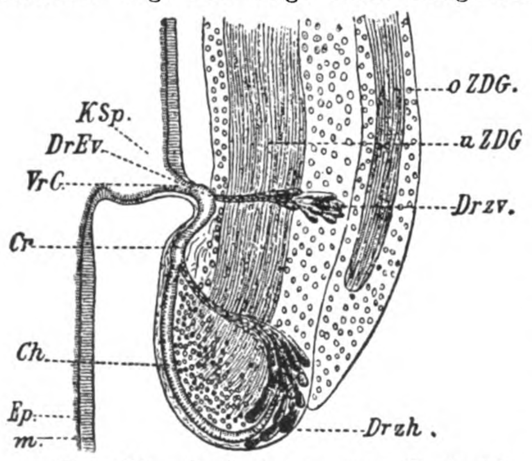


Fig. 231. Cerebralorgan von *Cerebratulus rubens*, nach BÜRGER. *Cr*, *Ch* vorderer, hinterer Teil des Cerebralorgans, *Drzv*, *Drzh* vorderes, hinteres Drüsenpaket, *Ep* Epithel, *m* Basalmembran, *oZDG*, *uZDG* oberer, unterer Zapfen des dorsalen Ganglions, *KSp* Kopfspalte, *VrC* Verbindungskanal, *DrEv* Einmündung der vorderen Drüse.

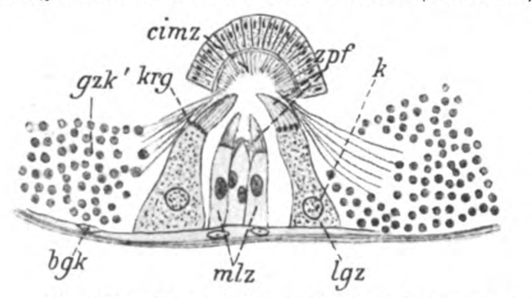


Fig. **232**. Querschnitt durch den hinteren Teil des Cerebralkanals von *Cerebratulus* sp., etwas verändert, nach BÜRGER. *cimz* Cilien der medialen Zellen, *lgz* laterale Grenzzelle, *mlz* mittlere laterale Zelle, *k* Kern, *zpf* Zapfen dieser Zellen, *bgk* Bindegewebskern, *gzk'* Ganglienzellen.

Bei den **Anneliden** treten uns die chemischen Sinnesorgane in zwei Formen entgegen als wimpernde Geruchsorgane und als kleine Gruppen von stäbchentragenden Sinneszellen, sog. Sinnesknospen. Die ersteren sitzen als paarige Spalten am Kopfe sehr vieler

Chätopoden und werden vom Gehirn versorgt. Bei den Eunicen sind sie besonders groß und werden hier als „Nackenorgane" bezeichnet (I, **398** *fg*, S. 409). Nach ihrer Lage und Innervierung können sie als homolog den Wimpergruben der Turbellarien und den Cerebralorganen der Nemertinen gelten. Der sichere Beweis, daß sie zum Riechen dienen, ist noch nicht erbracht worden. Bei den Capitelliden und Opheliiden können sie durch Blutdruck wie ein Handschuhfinger nach außen vorgestülpt werden und dienen daher in dieser Familie vielleicht zum Tasten. Die Sinnesknospen können überall in der Haut vorkommen. Sie treten besonders zahlreich am Mundrand und in der Mundhöhle auf und können hier als Geschmacksorgane angesehen werden. *Nereis virens* soll in der ganzen Haut für chemische Reize empfänglich sein, besonders an den Palpen und Tentakeln, Sinnesknospen sollen aber nach Gross fehlen, was nicht wahrscheinlich ist. Das Riechvermögen dieser herbivoren Art soll gering sein. Bei manchen Arten sitzen die Knospen in Vertiefungen der Haut (Becherorgane). Bei den **Oligochäten** fehlen Wimperorgane, dagegen sind die Sinnesknospen (5) außerordentlich zahlreich und ordnen sich in jedem Segment in 3 Ringen an, entsprechend den 3 Ringnervenpaaren des Bauchmarks. Nur auf dem Kopflappen stehen sie ganz unregelmäßig. Der mittlere Gürtel enthält mehr Sinnesknospen als der vordere und der hintere. Ferner finden sie sich an den beiden Körperenden in größerer Zahl als in der Mitte und sind am Rücken dichter angeordnet als am Bauche, besonders dicht zwischen den beiden Borstenreihen. Sie sind also dort am häufigsten, wo sie am leichtesten von Reizen getroffen werden können. Die verschiedenen Arten differieren erheblich, wie die folgenden, von Hesse beobachteten Zahlen erkennen lassen: *Allolobophora chlorotica* hatte in jedem Segment durchschnittlich 28 Knospen, *Lumbricus herculeus* über 100, eine dritte nicht näher bezeichnete Art über 1000. Durch aromatische Stoffe lassen sich an den Regenwürmern Geruchsreaktionen hervorrufen, wofür auch spricht, daß sie durch Kohl und Zwiebelstücke angelockt werden. Sie sind ferner für Feuchtigkeits- und Temperaturunterschiede sehr empfindlich, ebenso für Tastreize. Durch starke Bodenerschütterungen lassen sie sich aus ihren Löchern treiben. Ihre Vorliebe für düngerreiche oder mit Zwiebeln bepflanzte Erde und der Umstand, daß sie zuweilen tote Artgenossen fressen, spricht für Geschmacksempfindungen. Trotzdem ist die Annahme von Wechselsinnesorganen nicht nötig, da freie Nervenendigungen, einzelne Sinneszellen (7) und große und kleine Sinnesknospen (5) nachgewiesen sind (vgl. S. 4 und 22).

Die Haut der **Hirudineen** ist überall empfänglich für chemische Reize und besonders gilt dies für die Oberlippe. Für ihr Schmeckvermögen spricht die Erfahrung, daß sie an entzündeten oder schweißigen Hautstellen nicht Blut saugen, wohl aber an solchen, die mit Milch oder Blut befeuchtet worden sind. Nagel stellte bei *Hirudo medicinalis* fest, daß durch wässerige Lösungen von Chininbisulfat (1 : 80), Strychninnitrat (1 : 1500), Saccharin (1 : 20), Chloralhydrat (1 : 200) Kontraktionen der Muskulatur hervorgerufen werden, wenn sie mit einer feinen Pipette an die Haut gebracht werden. Dieser Blutegel zieht auch den Kopf zurück, wenn ein Riechstoff auf $1/2$—1 cm genähert wird. Ueberspannt man ein mit Blut gefülltes Glasröhrchen mit einem frischen haarlosen Fellstück, so durchbohrt der Blutegel dieses und saugt das Blut. Wird dieses durch wässerige Lösungen ersetzt, so läßt er los, sobald sie ihm

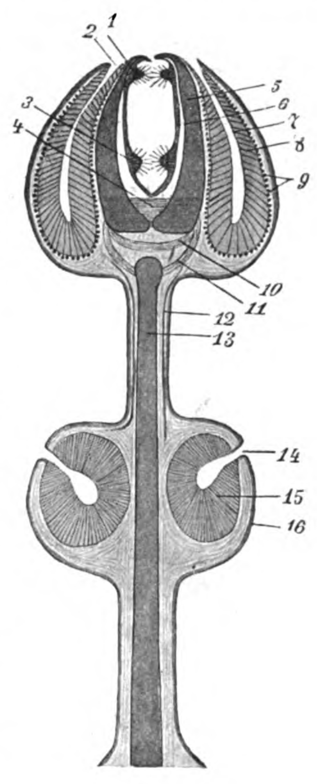
unangenehm schmecken. Dies geschieht z. B. bei 7 Proz. NaCl, 5 Proz. Rohrzucker, 0,1 Chininsulfat, 0,1 Proz. HCl, 0,09 KaOH. Er unterscheidet also wie der Mensch, salzig, süß, bitter, sauer und laugenhaft. Von dem in den Tropen so häufigen Landblutegel *Haemadispa ceylonica* wird behauptet, daß er die Nähe eines Warmblüters wittere und sich von den Bäumen auf ihn herabfallen lasse. Einige Beobachtungen, welche ich nach dieser Richtung auf Ceylon angestellt habe, sprachen nicht dafür, denn ich sah wiederholt Blutegel, welche sich in ca. 20 cm Entfernung von meinen Füßen befanden, von ihnen fortkriechen. Vielleicht zeigt sich jene Fähigkeit nur bei sehr hungrigen Tieren. In der Haut der Blutegel sind bis jetzt (abgesehen von Augen) nur zwei Sorten von Sinnesorganen gefunden worden, die Sinnesknospen oder Becherorgane (**6**), welche aus einer Gruppe von spindelförmigen, in eine feine starre Cilie auslaufenden, von bindegewebiger Scheide umhüllten Sinneszellen bestehen, unter denen sich Ganglienzellen (*gz*) ausbreiten, und die früher (S. 23) erwähnten kegelförmigen Sinneszellen mit umhüllender Muskelzelle. Beide Sorten kommen überall zerstreut vor, finden sich aber besonders an den hervorragenden Stellen (Rippen, Rückenpapillen, Körperrändern). Die Sinnesknospen liegen dabei oft in Längsreihen hintereinander. Sie finden sich nicht selten neben den Augen (**421**), wie auch freie Sehzellen zwischen ihren Sinneszellen vorkommen. Außerdem sind wohl sicher freie Nervenendigungen in der Hauf vorhanden. Die Blutegel nehmen mechanische, thermische und chemische Reize wahr, und es ist daher möglich, daß jene drei Sorten ihnen entsprechen. Vielleicht dienen die Sinnesknospen der chemischen Empfindung, die kegelförmigen der mechanischen und die freien Nervenendigungen der thermischen.

C. Echinodermen.

Die Haut der Ambulacralfüßchen und der Pedicellarien ist chemisch reizbar und spielt daher beim Ergreifen und Festhalten der Nahrung eine große Rolle. Seesterne vermögen, namentlich wenn sie hungrig sind, das Fleisch von toten Fischen oder Krabben von weitem (50 cm) zu erkennen und lassen sich durch ein vorgehaltenes Stück nach jeder Richtung bewegen. Sie können also riechen. Sie benutzen hierzu wahrscheinlich nicht nur die kleinen Fühlfüßchen ohne Saugscheibe, welche an der Spitze des Armes in der Umgebung der Augen sitzen, sondern die Haut des ganzen Armes, besonders diejenige der Unterseite, da das Witterungsvermögen auch nach Entfernung der Armspitze erhalten bleibt, wenngleich vielleicht in geringerem Grade. *Asterias glacialis* vermag nach Nagel mit den Saugfüßchen zu schmecken, denn das Tier betastet Fleischstückchen mit ihnen in ganz anderer, viel eingehenderer Weise als Fließpapierballen. Chemisch reizbar sind auch die Rückenkiemen. Wird *Asterias rubens* stark chemisch gereizt, so erfolgt entweder eine Fluchtbewegung oder der Arm verkleinert sich durch Kontraktion auf $^1/_2$—$^1/_3$ seines Volumens. Auch Schlangensterne können Beute wittern, wahrscheinlich mit Hilfe ihrer Tentakel, also der umgewandelten Füßchen. Sie sind sehr empfindlich für eine chemische Veränderung des Seewassers. Als z. B. in einem Aquarium die marmorne Bodenplatte durch eine gut gewässerte Schieferplatte ersetzt wurde, verloren die Schlangensterne ihre Bewegungsfähigkeit. Werden die Stacheln der Seeigel von einem chemischen Reiz getroffen, so



schlagen sie von der Reizstelle fort. Tritt also z. B. ein Exkrement aus der Afteröffnung, so schlagen die Stacheln nacheinander nach außen und entfernen dadurch den Kot. Die mit Giftdrüsen (**233**) versehenen sog. Drüsenpedicellarien sind für chemische Reize besonders empfindlich. Sie richten sich nach solchen auf und öffnen die Zangen. Kommt dann das Objekt (Wurm usw.), von dem der Reiz ausgeht, mit den Tasthöckern (*1*, *3*) in Berührung, so schließen sich die Zangen und die Giftdrüsen (*8*) entleeren ihr Sekret. Unter den Holothurien sind die Cucumarien gegen chemische Reize sehr gleichgültig. Die Synapten haben auf der Innenseite der Mundtentakeln zwei Gruppen von Papillen, welche auf ihrer Spitze in bewimperte Sinneszellen auslaufen und vielleicht Geschmacksorgane sind. In der Haut der Echinodermen sind zerstreute stäbchentragende Sinneszellen weit verbreitet; nur selten finden wir sie zu Sinnesknospen zusammengedrängt. Eine sichere Beurteilung ihrer Funktion ist zurzeit noch nicht möglich.



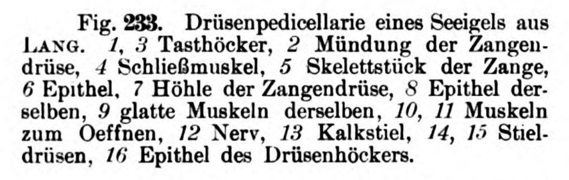


Fig. 233. Drüsenpedicellarie eines Seeigels aus LANG. *1*, *3* Tasthöcker, *2* Mündung der Zangendrüse, *4* Schließmuskel, *5* Skelettstück der Zange, *6* Epithel, *7* Höhle der Zangendrüse, *8* Epithel derselben, *9* glatte Muskeln derselben, *10*, *11* Muskeln zum Oeffnen, *12* Nerv, *13* Kalkstiel, *14*, *15* Stieldrüsen, *16* Epithel des Drüsenhöckers.

D. Mollusken.

Bei den Mollusken treffen wir chemische Sinnesorgane in weitester Verbreitung an. Die freiliegenden Teile der Haut sind für dünne Lösungen von Chinin, Zucker, Säuren usw. empfindlich, und namentlich gilt dies für die Mundregion und für die Fühler, ferner für den Mantelrand und die Oeffnungen der Siphonen der Muscheln. Wir finden hier überall primäre Sinneszellen, welche bei den Wasserbewohnern in ein oder mehrere Stäbchen auslaufen und in größerer oder geringerer Zahl zwischen gewöhnlichen Epidermiszellen eingestreut liegen. Bei den Landformen (**4**) fehlen die Stäbchen zuweilen. Nur selten treten die Sinneszellen dicht zusammengedrängt als Sinnesknospe auf. Sie sind vielleicht W e c h s e l s i n n e s o r g a n e, welche auch zum Tasten dienen. Aus dem sehr ähnlichen histologischen Verhalten lassen sich keine Schlüsse bezüglich der Funktion ziehen, wohl aber ist dies zuweilen möglich aus ihrer Lage an verschiedenen Körperregionen. In dieser Hinsicht lassen sich drei Gruppen von Organen unterscheiden: 1) die R e s p i r o r e c e p t o r e n, welche als gut abgegrenzte Organe sich in der Nähe der Kieme oder Lunge in der Atemhöhle befinden, so daß sie wohl nur die Aufgabe haben können, die Qualität des Wassers oder der Luft zu prüfen; 2) echte G e r u c h s o r g a n e zum Wittern der Nahrung am Vorderende des Körpers, besonders an den Fühlern und

Mundlappen; 3) zerstreute Schmeckzellen oder Anhäufungen derselben (Subradularorgan, Geschmacksknospen) in der Mundhöhle und um den Mund herum.

I. Respiroreceptoren, Atmungsgeruchsorgane.

Unter dieser Bezeichnung fassen wir alle diejenigen meist flimmernden Sinnesorgane zusammen, welche bei den Wasserbewohnern in der Nähe der Kiemen oder bei einzelnen Landformen in der Atemhöhle liegen. Sobald die Mollusken sich ans Land begeben, verschwinden

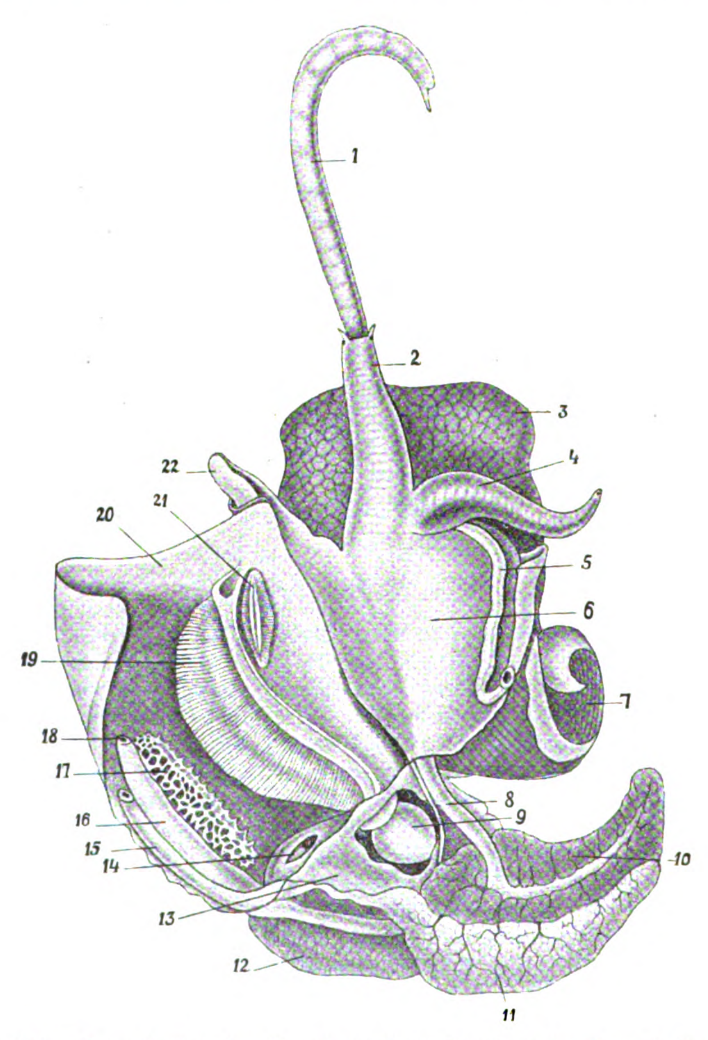


Fig. **234**. Organisation des Prosobranchiers *Pyrula tuba* ♂ nach Souleyet. Der Mantel ist nach links hinübergeschlagen. *1* Rüssel, *2* Schnauze, *3* Fuß, *4* Penis, *5* Samenleiter, Fortsetzung desselben bei *15*, *6* Boden der Mantelhöhle, *7* Spindelmuskel, *8* Darm, *9* Herz im Pericard, *10* Leber, *11* Hoden, *12*, *13* Niere, *14* Nierenöffnung, *15* Samenleiter, *16* Enddarm, *17* Hypobranchialdrüse, *18* After, *19* Ctenidiumkieme, *20* Mantel, *21* Osphradium, *22* Atemsipho.

sie fast regelmäßig. Es gehören hierher einmal die sog. Osphradien und dann eine Reihe ähnlicher Organe (abdominale Papillen und Seitenorgane), welche wohl als konvergente Bildungen anzusehen sind. Die Beschränkung dieser Organe auf Wassertiere erklärt sich daraus, daß im Wasser viel häufiger als in der Luft große Massen von Schmutz auftreten, welche an der schleimigen Oberfläche der Kiemen festkleben und die Atmung hemmen können. Diese Organe dienen also zur Prüfung der Gase und der Reinheit des Wassers.

1. Osphradien. Wir verstehen hierunter Kiemengeruchsorgane, welche in Einzahl dicht neben jeder Kieme vorkommen, Flimmerepithel tragen und von einem gangliösen Seitenzweig des Kiemennerven versorgt werden. Sie kommen in weitester Verbreitung in den verschiedenen Familien der Gastropoden vor. Da sie aber auch bei *Nautilus* sich finden und in rückgebildeter Form bei Chitonen und Muscheln beobachtet werden, scheinen sie ein Erbstück der gemeinsamen Stammform der Mollusken zu sein.

a) Gastropoden. In typischer Ausbildung treffen wir die Osphradien bei den Prosobranchiern an und können hier ihre allmähliche Differenzierung verfolgen. Bei den Fissurelliden sind sie noch

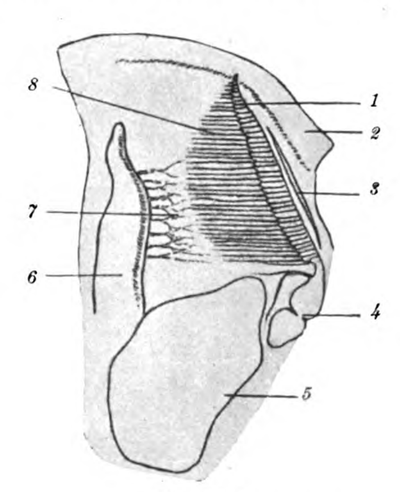


Fig. 235.

Fig. 236.

Fig. 235. Querschnitt durch die Mantelhöhle von *Ampullaria* nach SEMPER. *1* Lungensack, *2* Osphradium, *3* Kieme.

Fig. 236. Dach der Mantelhöhle von *Littorina rudis* nach PELSENEER. *1* Ctenidiumkieme, *2* Mantelrand, *3* Osphradium, *4* Herz, *5* Niere, *6* Enddarm, *7* Lacunensystem, *8* Verlängerungen der Kiemenblättchen.

nicht vorhanden. Bei Trochiden und *Haliotis* treten sie zuerst auf als ein sensibeler Epithelwulst an der Außenseite der Kiemenachse (vgl. das Schema I, **448**, S. 455). Bei den weiter entwickelten Vorderkiemern (Monotocardiern) zeigt sich das Osphradium als ein selbständiges Organ neben und nach außen von der Kieme. Es erscheint in zwei Hauptformen, entweder als eine lange, schmale und niedrige Epithelleiste (glatt bei *Littorina, Bithynia, Cyclostoma* oder mit niedrigen Blättchen besetzt bei *Cerithium, Strombus*) oder als ein kurzes, länglich-ovales Organ (**234** *21*) meist neben dem Vorderende der Kieme. Es trägt auf jeder Seite seiner Mittelachse eine Reihe ziemlich hoher Blättchen und wurde deshalb früher als „falsche Kieme" bezeichnet. In der Achse verläuft das Ganglion und entsendet in jedes Blättchen einen Seitenzweig, dessen Ausläufer an den Sinneszellen des unteren,

der Mantelhöhle zugekehrten Epithels enden. Der Osphradialnerv ist meist ein Seitenzweig des Kiemennerven, welcher, wenn nur eine linke Kieme vorhanden ist, aus dem Supraintestinalganglion stammt (I, **449**, **450**, S. 456). Bei *Haliotis* werden Kieme und Osphradium der rechten Seite vom Subintestinalganglion versorgt (I, **448**).

Die Süßwasserprosobranchier besitzen ein Osphradium in veränderter, mehr oder wenig reduzierter Form. Bei *Paludina vivipara* besteht es aus ca. 20 kleinen Einstülpungen neben dem Vorderende der Kieme und erinnert durch diese Form an die Basommatophoren, welche aber nur eine Einstülpung aufweisen. *Valvata piscinalis,* welche ihre Kieme aus der Mantelhöhle herausstrecken und direkt das Wasser prüfen kann, besitzt ein einfaches Sinnesepithel (keine Leiste) neben der Kieme und darunter ein Ganglion. Bei den Ampullarien (**235**) ist das Osphradium sehr klein. Nur bei den im Süßwasser lebenden Melanien scheint weder die Kieme noch das lange fadenförmige Osphradium rückgebildet zu sein. Sobald die Prosobranchier auf das Land gehen, verlieren sie mit der Kieme auch das Osphradium. Die Littorinen der Gezeitenzone sind in dieser Beziehung sehr lehrreich. Unter ihnen hält sich *Lacuna pallidula* ausschließlich im Süßwasser auf, die Kieme und das glatte bandförmige Osphradium mit eingelagertem Ganglion zeigen das gewöhnliche Verhalten. *Littorina littorea* lebt überwiegend im Meerwasser, wird aber schon häufig außerhalb desselben angetroffen. Die Kiemenblätter sind niedriger geworden und setzen sich gegen den Enddarm als Falten fort, wodurch der Raum für die Hypobranchialdrüse und damit diese selbst reduziert wird. Bei *Litt. rudis,* welche fast immer über Wasser in feuchten Spalten des Gesteins sich aufhält, sind diese Umbildungen noch stärker geworden (**236**). Bei diesen beiden Arten strömt das Blut durch zahlreiche Lacunen, nicht durch scharf abgegrenzte Gefäße den Kiemenblättern zu, und das Osphradium (**236** bei *3*) ist auf eine niedrige Leiste rückgebildet, deren Nerv verhältnismäßig arm an Ganglienzellen ist. Das nächste Stadium finden wir bei den *Heliciniden,* welche zu echten Landschnecken geworden sind: Kieme, Osphradium und Hypobranchialdrüse sind vollständig verschwunden, und das Lacunensystem hat sich zu einer Lunge entwickelt. Nur *Cyclostoma elegans* besitzt noch ein deutliches Osphradium in Form einer kleinen Querspalte hinter dem Mantelrand auf der linken Seite und vor den Längsfalten der rudimentären Kieme. Die Hinterwand dieser Vertiefung (**237**) trägt ein hohes flimmerndes Epithel mit sensibelen und gewöhnlichen Zellen. Die Kerne der ersteren liegen an

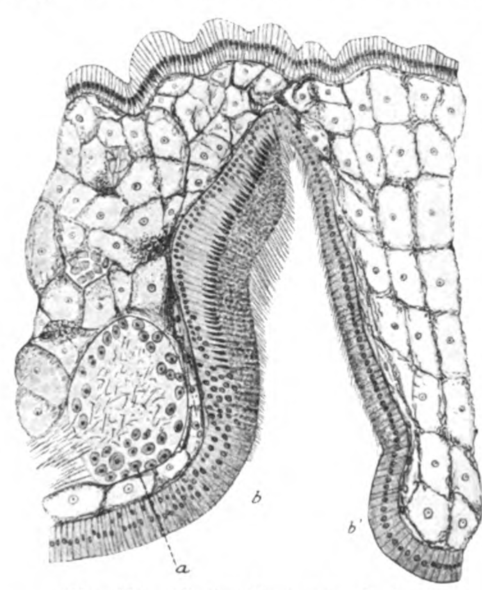


Fig. **237**. Osphradium von *Cyclostoma* nach GARNAULT.

der Basis, die der letzteren in der Mitte. Darunter breitet sich ein dicker gangliöser Nerv aus. Das Organ dient wohl zur Beurteilung der Atemluft. In ganz ähnlicher Ausbildung, nämlich als eine sensibele Rinne, neben der sich noch ein Wulst von Sinneszellen befindet, tritt uns das Osphradium bei den nahe verwandten terrestrischen Cyclophoriden entgegen; freilich steht es hier nicht in Verbindung mit dem Supraintestinalganglion, sondern empfängt einen pleuralen Nerven, so daß wahrscheinlich eine konvergente Neubildung vorliegt. Bei den übrigen Ordnungen innerhalb der Klasse der Gastropoden zeigt sich dieselbe Erscheinung, daß das Osphradium von der Ausbildung der Kieme abhängig ist. So finden wir unter den mehr primitiven kiementragenden Ophistobranchiern, den Bulliden und Aplysiden, an der Kiemenbasis noch ein Ganglion, von dem Nerven an ein Sinnesepithel gehen. Bei den Pleurobrancheen aber verschwindet mit der Mantelhöhle

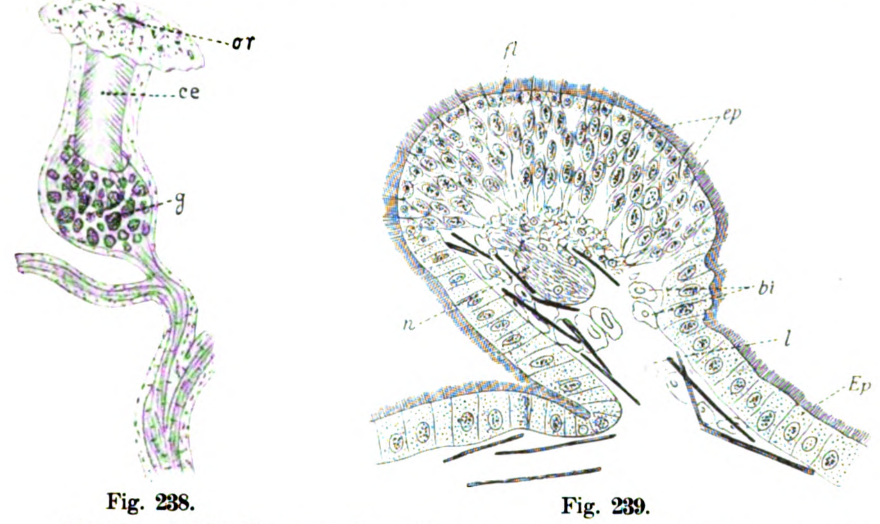


Fig. 238. Fig. 239.

Fig. 238. Osphradium von *Planorbis corneus* nach Lacaze-Duthiers. *or* Mündung, *ce* Einstülpung, *g* Ganglion.

Fig. 239. Osphradium von *Testacella fischeriana* nach Plate. *bi* Bindegewebe, *ep* Epithel des Sinneshöckers, *Ep* Epithel der Mantelhöhle, *fl* Flemmingsche Sinneszellen, *l* Blutlacune, *n* Nerv.

das Sinnesorgan, und letzteres wird ersetzt durch die Riechtentakeln, während die Kieme sich in einer Vertiefung der rechten Körperwand noch erhält. Endlich bei den Nudibranchiern fehlen Mantelhöhle, Kieme und Osphradium. Unter den Pteropoden, welche als ein Seitenzweig der Hinterkiemer betrachtet werden, finden sich unter den Limaciniden einige Arten, welche die Kieme schon verloren haben, aber das Osphradium noch besitzen.

Ein eigentümliches Organ, welches wohl nur zur Prüfung des Wassers dienen kann, besitzen die im Süßwasser lebenden Basommatophoren unter den Lungenschnecken. Es liegt in der Mantelhöhle dicht hinter und über dem Atemloch (I, **465** *Os*) und besteht aus einer Hauteinstülpung mit Flimmerepithel und Sinneszellen, welche bei *Physa* und *Planorbis* einfach ist, bei *Limnaea* sich in zwei Divertikel gespalten hat, und deren Boden von einem Ganglion (**238** *g*) umgriffen

wird. Der zugehörige Nerv entspringt demjenigen Zentrum, welches als Homologon des Supraintestinalganglions der Prosobranchier angesehen werden muß. Das Organ wird daher mit Recht als ein umgewandeltes Osphradium gedeutet, zumal auch bei *Paludina* dieses die Form von Einstülpungen angenommen hat und die Osphradien der höher entwickelten Prosobranchier neben dem Vorderende der Kieme, also in der Nähe des freien Mantelrandes zu liegen pflegen. Für diese Auffassung spricht auch die Tatsache, daß die Gattung *Chilina*, welche in den chilenischen Gewässern unsere Gattung *Limnaea* ersetzt und durch ihr chiastoneures Nervensystem (I, **462**) ihre primitive Stellung bekundet, ein deutliches Osphradium in der Mantelhöhle etwas nach innen von deren Eingang besitzt (bei *5*). Es hat die Gestalt eines in einer flachen Grube liegenden Epithelhöckers, vermittelt also auch in dieser Hinsicht den Uebergang zu den Basommatophoren, und wird vom Supraintestinalganglion versorgt.

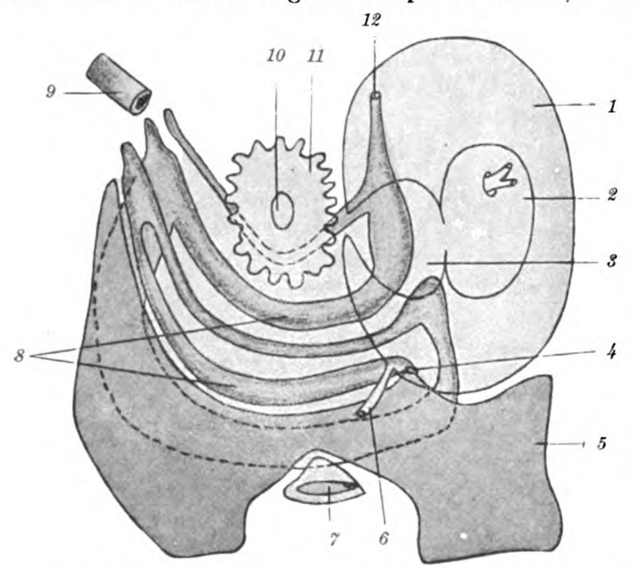


Fig. 240. Pallialorgan von *Janella schauinslandi* von der Seite der Leibeshöhle gesehen, nach PLATE. *a* vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, *1* Pericard, 2 Herzkammer, *3* Vorhof, *4* Oeffnung der Niere in den Ureter, *5* Niere, *6* Renopericardialgang, *7* Osphradium, *8* Ureter, *9* Rectum, *10* Atemloch der Mantelhöhle *11*, *12* äußere Nierenöffnung.

Die auf dem Lande lebenden Stylommatophoren besitzen mit Ausnahme der von Regenwürmern lebenden Gattung *Testacella* kein Osphradium. Bei dieser Gattung finden wir im hintersten Winkel der sehr kleinen Lungenhöhle, dicht hinter dem Atemloch, ein ausgesprochenes Sinnesorgan (**239**) in Form eines kleinen Höckers, welcher von einem Nerven des rechten Parietalganglions (= Supraintestinalorgan) versorgt und vielleicht beim Aufsuchen der Beute gebraucht wird. Wahrscheinlich kommt auch den neuseeländischen und australischen Janelliden ein modifiziertes Osphradium zu. Diese Nacktschnecken besitzen hinter der kleinen Mantelhöhle (**240** bei *11*) und unter der Rückenhaut ein geschlossenes Bläschen mit einem großen Sinnesorgan (*7*), welches wie bei *Testacella* gebaut ist. Da es nicht zum Riechen dienen kann, nimmt es vielleicht Druckreize wahr. Ein kleines subkutanes Ganglion am Atemloch von *Helix personata* wird als Rudiment eines Osphradialzentrums gedeutet. Die Landlungenschnecken leiten sich wahrscheinlich ab von den innerhalb der Gezeitenzone lebenden Auriculiden (s. Stammbaum I, S. 446). Diese sind schon zur Lungenatmung übergegangen und haben die Kieme und damit das Osphradium verloren,

aber ein rudimentäres Ganglion in der Nähe des Atemloches weist auf den früheren Besitz desselben hin. Dasselbe gilt für die ihnen nahestehende, in derselben Weise lebende Gattung *Gadinia,* während bei *Siphonaria* in der Mantelhöhle sekundäre Kiemen aufgetreten sind und damit auch wieder ein Osphradium sich entwickelt hat, das als eine homoiologe Neubildung anzusehen ist.

b) Wenden wir uns nun von den Schnecken zu den übrigen Ordnungen der Mollusken, so tritt uns das Osphradium fast immer nur als ein sehr kleines, häufig sogar rückgebildetes Organ entgegen. Man wird daraus schließen dürfen, daß die Kiemen selbst oder andere Hautregionen die Prüfung des Atemwassers übernehmen. Bei den **Chitonen** (I, **434**, S. 443) kommt jederseits dorsal neben dem After ein kleiner, meist nur auf Schnitten nachweisbarer Höcker mit Sinnesepithel vor, welcher als ein Osphradium gedeutet und vom Hinterende des Lateralmarks versorgt wird. Da ein echtes Ctenidium fehlt, ist diese Deutung

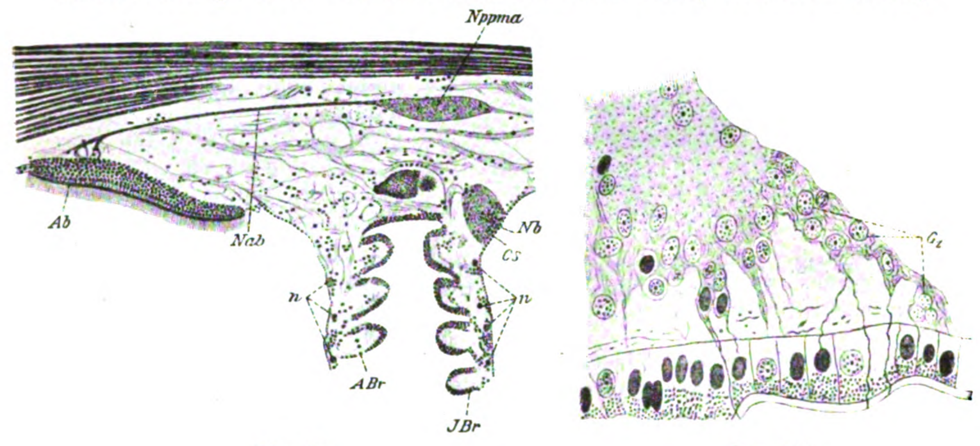


Fig. 241. Fig. 242.

Fig. 241. Querschnitt durch Kieme, Osphradium (*Os*) und abdominales Sinnesorgan (*Ab*) der Muschel *Modiolaria marmorata* nach LIST. *ABr*, *JBr* äußeres, inneres Kiemenblatt, *n* Nervenfasern, *Nb* Nerv zur Kieme, *Nppma* hinterer Mantelnerv, *Nab* Nerv zum abdominalen Sinnesorgan. $^{80}/_{1}$.

Fig. 242. Epithel des Osphradiums von *Lithophagus lithophagus* nach LIST. *Gz* Ganglienzellen.

nicht ganz sicher, doch spricht die Lage und der rückgebildete Zustand für diese Auffassung. Bei manchen Arten fehlt das Osphradium vollständig, so z. B. bei den Lepidopleuriden, welche an der Basis der Kiemen oder auch an der Außenseite der Mantelrinne kleine Höcker von Sinneszellen besitzen, die vermutlich demselben Zwecke dienen.

c) Das Osphradium der **Lamellibranchier** ist trotz der Größe der Kiemen ein sehr unscheinbares Organ, daß neben und unter dem Visceralganglion auf der Innenseite der Kiemen sich als ein etwas erhöhtes Epithel ohne Cilien (**241**, **242**) ausbreitet. Die Zellen desselben führen bei *Lithophagus lithophagus*, *Arca Noae* u. a. braunes Pigment und heben sich dann schon äußerlich ab. Bei vielen Gattungen (*Anodonta*, *Unio*, *Venus*) fehlte dieses, und das Organ ist dann nur auf Schnitten zu erkennen. Nahe verwandte Arten können in dieser Hinsicht sich verschieden verhalten. Unter dem Organ finden sich stets

viele Ganglienzellen, welche entweder in einem besonderen Osphradialnerven oder in dem Kiemennerv oder auch direkt in dem Visceralganglion liegen. Ein Zusammenhang dieser Fasern vom Visceralganglion aus mit dem Cerebralganglion ist vermutet, aber noch nicht sicher nachgewiesen worden. Für die *Mytiliden* wird angegeben, daß ihre Ausläufer sich zwischen den Epithelzellen baumförmig ausbreiten oder auch zwischen diese durchtreten und außen frei als Stäbchen endigen. Die geringe Größe des Organs läßt vermuten, daß es in Rückbildung begriffen und in funktioneller Hinsicht mehr oder weniger rudimentär ist. Daher finden sich bei einigen Arten (*Solemya*) nur noch spärliche Reste desselben längs des Kiemennerven.

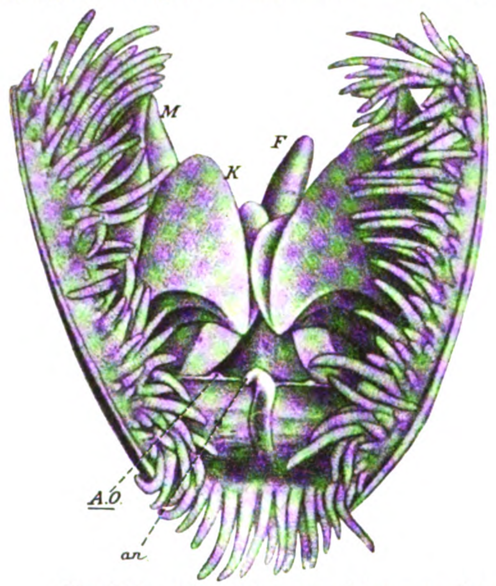


Fig. **243**. *Lima hians* von hinten gesehen, nach THIELE. *M* Mantel, *K* Kieme, *F* Fuß, *A.O.* abdominales Sinnesorgan, *an.* After.

Diese Rückbildung hängt wohl damit zusammen, daß sich bei vielen Muscheln ohne Siphonen neben dem After und hinter dem Visceralganglion ein sekundärer Respiroreceptor, das sog. **abdominale Sinnesorgan** entwickelt hat (**243** *A.O*). Es liegt meist am Ende einer kleinen Hautfalte, welche bis zum After läuft und hebt sich häufig durch gelbliche Färbung von der Umgebung ab. Es wird versorgt von einem Seitenast eines der hinteren Mantelnerven (**241** *Nab*). Bei *Lima* (**243**), *Arca*, *Pectunculus* liegt das Sinnesorgan ziemlich weit ab von der Kieme. Bei *Avicula* und *Pinna* reichen die Kiemen weiter nach hinten und liegen nach außen von den abdominalen Sinnesorganen. Bei den *Mytiliden* erstreckt sich das Hinterende der Kieme zwischen After und Sinnesorgan, so daß dieses auf die Außenseite der Kieme zu liegen

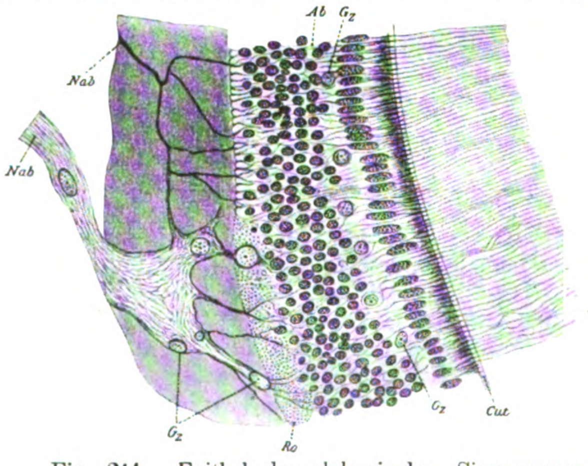


Fig. **244**. Epithel des abdominalen Sinnesorgans von *Modiolaria marmorata* nach LIST, $^{720}/_{1}$. *Gz* Ganglienzellen, *Cut* Cuticula, sonst wie bei **241**.

kommt (**241**). Es findet sich stets viel weiter entfernt von den Kiemen als das Ospradium und ist komplizierter gebaut, indem eine große Anzahl von Neuronen ein vielschichtiges Epithel bilden (**244**). Ihre inneren Ausläufer lassen sich bis zum Nerven verfolgen, während sie nach außen in sehr lange, starke Borsten übergehen. Dadurch werden sie den Seitenorganen der Capitelliden (**9**) sehr ähnlich, so daß sie vielleicht nicht Geruchsorgane sind, sondern wie diese zur Wahrnehmung der Wasserbewegung dienen. Als Geruchsorgane sind wahrscheinlich die „Haarsinnesorgane" von *Cardium* anzusehen, welche sich an der Spitze der Siphonaltentakel, bei manchen Arten neben einem Auge, befinden (**446** *si. ha*). Sie bestehen aus ringförmig angeordneten, mit steifen Härchen versehenen, subepithelialen Sinneszellen.

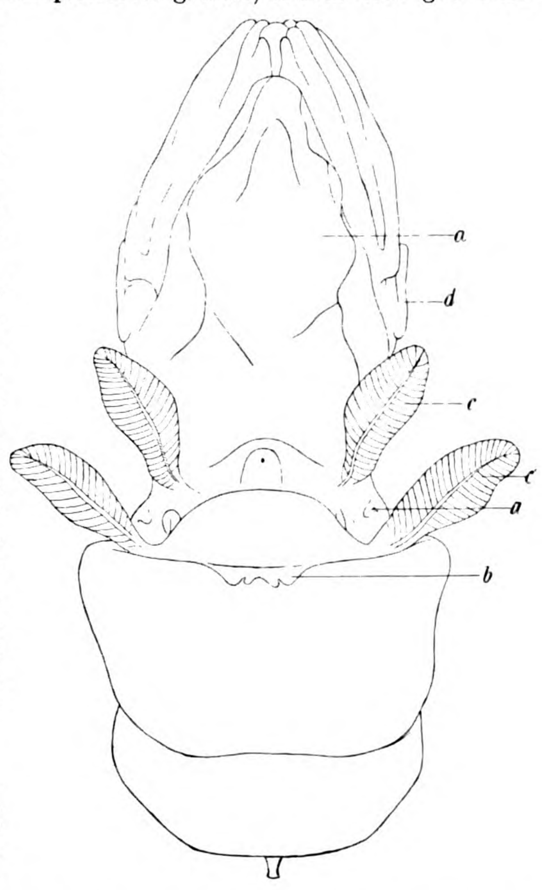


Fig. **245**. *Nautilus pompilius* von unten gesehen, nach WATKINSON. *a* Osphradium der vorderen, *b* der hinteren Kieme, *c*, *c'* Kiemen, *d* Auge, *e* Trichter.

d) Unter den **Cephalopoden** besitzt nur *Nautilus* echte Osphradien, und zwar zwei Paar entsprechend den 4 Kiemen (vgl. I, **470** *os*). Das

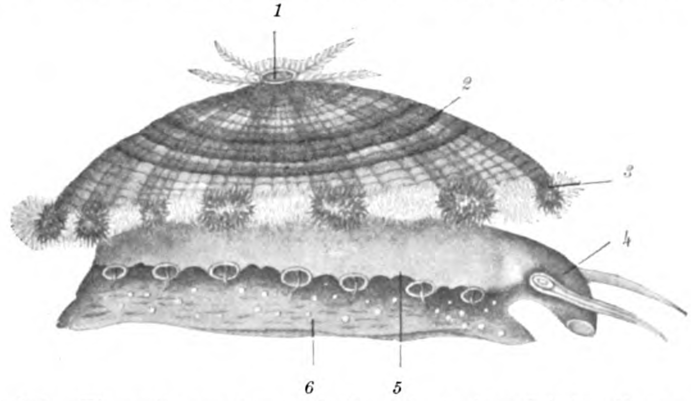


Fig. **246**. *Fissurella maxima* nach BRONN. *1* obere Schalenöffnung, *2* Schale, *3* Fransen des Mantelrandes, *4* Kopf, *5* Epipodium, *6* Fuß.

erste Paar (**245** *a*) sitzt zwischen den beiden Kiemen und gehört zu den vorderen kleineren Kiemen. Es besteht aus einer cilientragenden Papille, deren Sinnesepithel in dem Winkel zwischen dieser und der Mantelfläche sich ausbreitet. Die Osphradien der hinteren größeren Kieme (*b*) stoßen meist in der Mediane zusammen in der Form eines vierlappigen Querwulstes etwas hinter dem After. Die Sinneszellen

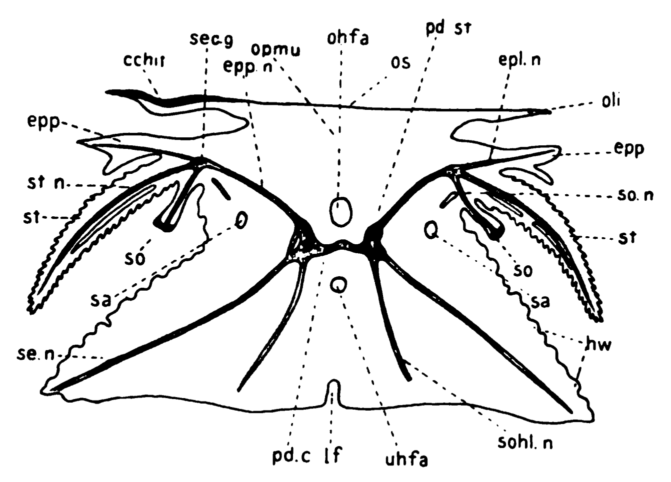


Fig. 247. Querschnitt durch den Fuß der Trochide *Gibbula cineraria* nach Frank. *cchit* chitinogene Zellen des Operculums, *epp* Epipodium, *ohfa*, *uhfa* obere, untere Fußarterie, *oli* Opercularlippe, *os* Operculärscheibe, *pd.c* Pedalcommissur, *pdst* Pedalstränge, *sa* Seitenarterie des Fußes, *sec.g* Epipodialganglion, *se.n* Seitennerv, *so* Seitenorgan, *so.n* dessen Nerv, *sohl.n* Sohlennerv, *st* Seitentaster.

sitzen jederseits in einer Grube zwischen den beiden Erhöhungen. Ueber die zum Wittern der Beute dienenden eigentlichen Geruchsorgane der Tintenfische vgl. S. 276.

2. Andere Respiroreceptoren. Außer den Osphradien finden sich bei Mollusken noch andere Sinnesorgane, welche nach Bau und Lage

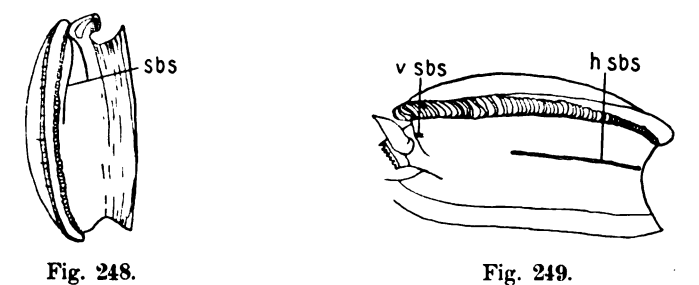


Fig. 248. Fig. 249.

Fig. 248, 249. Subpalliale Sinnesstreifen von *Patella vulgata* und *Helcioniscus ardosiacus* nach Thiem.

wahrscheinlich dieselbe Bedeutung haben, also ebenfalls zur Prüfung des Atemwassers dienen. Auf die abdominalen Sinnesorgane der Muscheln haben wir schon S. 270 hingewiesen. Bei den meisten Diotocardiern (*Haliotis*, *Fissurella* (**246**) *Trochiden*) umzieht eine gefranste, mit kleinen Tentakeln besetzte Hautfalte, das **Epipodium,** von

den Fühlern des Kopfes an den ganzen Fuß. Unter jedem Tentakel sitzt ein keulenförmiges „Seitenorgan“ (**247** *so*), welches auf seiner Endfläche mit Sinneszellen ausgerüstet ist. Es kann wegen seiner versteckten Lage nur ein Sinnesorgan sein, welches die Qualität oder die Temperatur des Wassers prüft. Bei den Patellen (**248**) läuft ein „subpallialer Sinnesstreifen“ vom Kopf unter der Kiemenreihe nach hinten, meist nur im Bereich der vorderen Fußhälfte. Bei *Helcioniscus* (**249**) hingegen hat er sich über den ganzen Fuß ausgedehnt und ist dabei in ein vorderes sehr kleines (*vsbs*) und ein hinteres (*hsbs*) viel größeres Stück zerfallen.

II. Echte Geruchsorgane

kommen sehr wahrscheinlich bei den Mollusken in weiter Verbreitung vor, denn es läßt sich experimentell zeigen, daß so verschiedene Gruppen wie Landschnecken und Tintenfische ihre Nahrung zu wittern vermögen. Es scheint auch dasselbe homologe Organ zu sein, welches allein oder überwiegend als Nase dient und uns als großer Fühler der Lungenschnecken, Fühler der Vorderkiemer, Rhinophoren oder HANCOCKsche Organe der Hinterkiemer, Augententakeln von *Nautilus* und Geruchsgruben der übrigen Tintenfische entgegentritt. Es wird stets vom Gehirn versorgt und liegt neben dem Auge oder trägt dasselbe.

Die Weinbergschnecke (**250**) bemerkt stark riechende Stoffe nicht nur mit den Fühlern, sondern mit allen Teilen der Körperoberfläche, wie aus Retraktionsbewegungen hervorgeht. Jedoch wittern die großen Fühler stärker als die kleinen, und diese besser als der Fußrand und die Rückenhaut. Diese Skala der Empfindlichkeit geht z. B. daraus hervor, daß eine Reaktion eintritt, wenn eine mit Kamillenessenz gefüllte Pipette genähert wird: auf 4 mm an die großen Fühler, auf 3—2 an die kleinen, auf 3 an die Lippen, auf 2 an den Fußrand, auf 1 an die Rückenhaut. Chloroform wirkt auf die großen Fühler schon in 10—15 mm Entfernung. Läßt man das Tier zwischen zwei Kampferstückchen hindurch kriechen, so entstehen zwei Einbuchtungen an den gegenüberliegenden Stellen des Fußrandes. Bei der Nahrungssuche kann das Riechvermögen keine sehr große Rolle spielen, denn Kohl, Zwiebeln, Kartoffeln werden erst in einer durchschnittlichen Entfernung von 1—3 cm wahrgenommen. Bei starkriechenden Früchten, besonders Melonen, kann sich die Entfernung bis auf $^1/_2$ m steigern. Die Tiere wandern offenbar in der Regel so lange planlos umher, bis sie zufällig

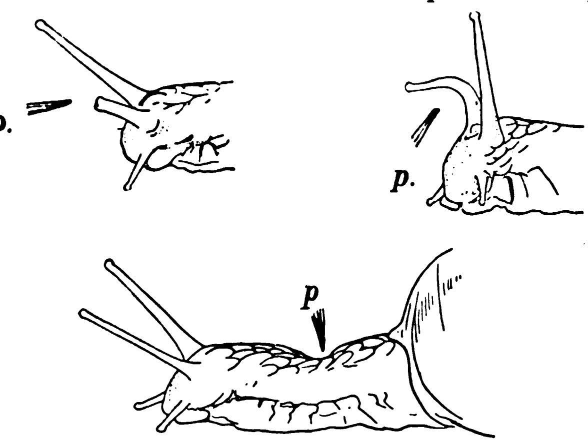
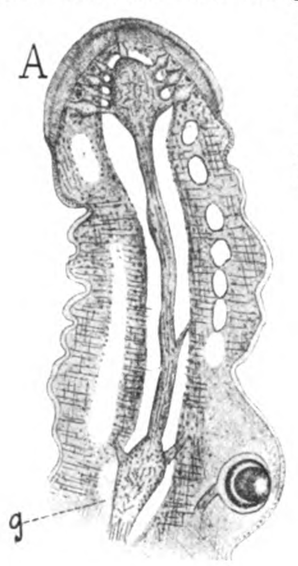


Fig. **250**. *Helix pomatia* bei Annäherung einer mit Riechstoffen gefüllten Pipette (*p*) nach YUNG aus KAFKA.

auf Nahrung stoßen und bleiben dann bei derselben. Werden beide Fühler entfernt, so hört das Geruchsvermögen nicht auf, sondern ist nur herabgesetzt. Die Sinneszellen (**4**) liegen unter dem Epithel und durchbohren dieses mit einem feinen Faden, der zwischen den Zellen bis zur Oberfläche emporsteigt und hier zuweilen mit einem Knöpfchen endet. Sie stehen überall zerstreut und bilden keine Sinnesknospen. Die größere Empfindlichkeit der Fühler für Riech- und Kontaktreize erklärt sich wohl nur aus der größeren Zahl der Sinneszellen, welche möglicherweise Wechselsinnesorgane sind. Bei dem auf dem Lande lebenden Prosobranchier *Cyclostoma elegans* ist die Spitze des Fühlers (**251**) der Sitz eines ausgesprochenen Geruchsvermögens. Sie trägt ein hohes Epithel mit zahlreichen Sinneszellen, welche nur um



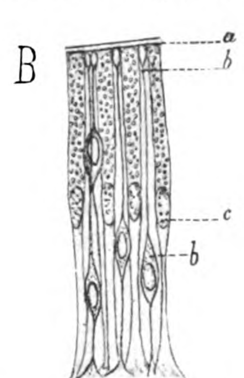


Fig. 251. Riechepithel der Fühlerspitze von *Cyclostoma* nach GARNAULT. **A** Längsschnitt durch den Fühler. B Das Epithel bei stärkerer Vergrößerung. *a* Cuticula, *b* Sinneszellen, *c* Stützzellen. *g* Ganglion des Fühlernerven.

den Kern herum etwas angeschwollen sind und mit einem glänzenden Knöpfchen unter der Cuticula enden. Der Fühlernerv erweitert sich unter ihm zu einem Ganglion. Ueber das Riechvermögen des *Oncidium floridanum*,das die Tiere wahrscheinlich befähigt, ihre „Nester" wiederzufinden nach Art der Ameisen, vergleiche der Leser den Abschnit über die Phototropismen der Mollusken. Ganz interessante Verhältnisse treffen wir bei den **Opisthobranchiern** an, zu deren Verständnis vorausgeschickt werden mag, daß die verschiedenen Familien etwa in der folgenden Weise phyletisch zu gruppieren sind:

Actaeon < B u l l i d e n ⟶ A p l y s i e n
Actaeon < P l e u r o b r a n c h e e n ⟶ N u d i b r a n c h i e r

Actaeon und die Bulliden graben sich vielfach in Sand und Schlamm ein und besitzen daher keine freien Tentakel, sondern eine Kopfscheibe (**252** D), unter deren Seitenrand sich ein Sinnesapparat, das sog. HANCOCKsche Organ, ausbreitet. Es beginnt vorn an der Mundöffnung und wird von drei Nerven versorgt (**253**), einem inneren Lippennerven, welcher vermutlich Geschmacksempfindungen vermittelt (*G*), einem äußeren Lippennerven, welcher zum Tasten dient (*T*), und



einem Geruchsnerven, welcher an das mit Seitenfalten versehene eigentliche Organ herantritt (*O*). Alle diese Nerven entspringen aus dem Gehirnganglion. Unter den Aplysien hat *Acera bullata* ein HANCOCKsches Organ (**254** *H*) und über ihm eine Hautfalte (*rh*), welche als Anlage eines Rhinophors angesehen werden kann. Die Tastregion (*H'*) hat sich zu einem Mundsegel (*H*) ausgezogen. Bei den echten Aplysien (**255**) sind diese und die Rhinophoren zu langen ohrartig eingerollten Fühlern geworden. *Aplysia* vermag übrigens nur auf 2 cm Entfernung ein in Fließpapier eingewickeltes Ulvenblatt wahrzunehmen, scheint also diese Nahrung nur zufällig zu finden und durch Berührung zu erkennen. Neben diesen Geruchsorganen findet sich bei den Bulliden und Aplysien auch noch ein Osphradium neben dem Vorderende der Kieme in der Verlängerung der geschilderten

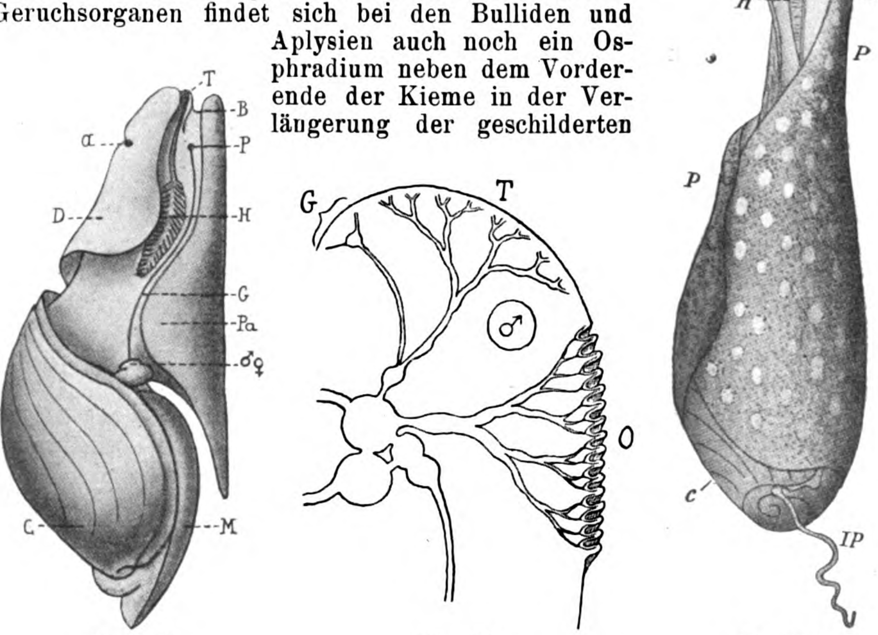


Fig. 252. Fig. 253. Fig. 254.

Fig. 252. Die Bullide *Haminea navicula* von der Seite gesehen, nach GUIART, *a* Auge, *B* Mund, *C* Schale, *D* Kopfscheibe, *G* Genitalrinne, *H* Geruchsorgan, *M* Mantel, *P* Penisöffnung, *Pa* Parapodium, *T* Tastregion des HANCOCKschen Organs, ♂♀ Zwitteröffnung.

Fig. 253. Horizontalschnitt durch das HANCOCKsche Organ bei *Haminea navicula*, um die Innervierung zu zeigen, nach GUIART. *G* Geschmacksregion, *O* Geruchsorgan, *T* Tastregion, ♂ Penis.

Fig. 254. *Acera bullata*, ein Opisthobranchier, von der Seite gesehen, nach GUIART. *b* Mund, *c* Schale, *gg* Samenrinne, *H* Riechorgan, *H'* Tastregion, *L* Mantelfalten, *œ* Auge, *P* Fuß und Parapodien, *rh* Rhinophorfalte, *V* Mundsegel, ♂ männliche Oeffnung.

Sinnesorgane. Es ist daher wahrscheinlich, daß sie sich alle aus einem kontinuierlichen subpallialen Sinnesstreifen entwickelt haben, wie er in ähnlicher Art jetzt noch bei den Docoglossen (**248**, **249**) vorkommt. Die Rhinophoren und das eigentliche HANCOCKsche Organ sind homologe Bildungen, da sie von demselben Nerven versorgt werden, welcher an seiner Basis durch ein großes Ganglion mit dem Gehirn zusammenhängt. Bei den Pleurobrancheen und den Nudibranchiern (**256**) finden sich ebenfalls Rhinophoren, welche häufig durch Querlamellen oder

tütenförmige Einrollung ihre Oberfläche vergrößern und auch nicht selten auffallend gefärbt sind. Bei den Doriden (**256**) können sie in

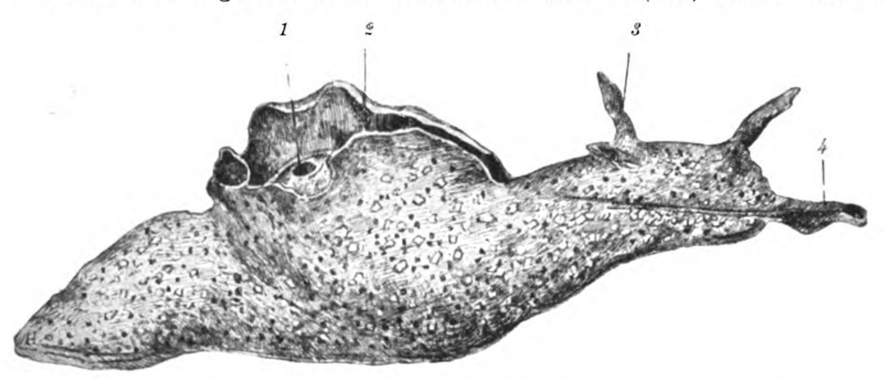


Fig. 255. *Aplysia punctata* nach MAZZARELLI. *1* freier Teil der Schale, *2* linkes Parapodium, *3* Rhinophor, *4* vorderer Tentakel.

eine Hauttasche zurückgezogen werden. Vor ihnen stehen bei vielen Arten zwei zum Tasten dienende Tentakel.

Manche Beobachtungen beweisen, daß die **Cephalopoden** ihre Beute wittern können. *Nautilus* wird von den Eingeborenen an der Küste von Neu-Guinea durch ein Stück einer gekochten Languste in einem Fischkorb geködert, und dieselbe Fangmethode bewährt sich bei den Dibranchiaten. Die Octopoden und Verwandte nehmen die sich bewegenden Beutetiere mit ihren großen Augen wahr. Nach BAGLIONI wird aber ein geblendeter *Octopus* noch durch einen toten Fisch in einer Entfernung von $^1/_2$ m angelockt. Bei *Nautilus* wird eine tiefe, von Sinnesepithel ausgekleidete Grube (I, **469** *rh*) an der Basis des

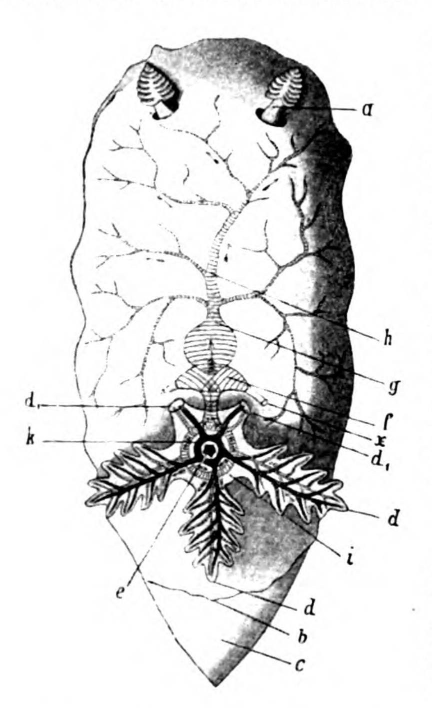


Fig. 256. *Doris* sp. nach LEUCKART. *a* Rhinophor, *b* Hinterrand des Eingeweidesacks, *c* Fußende, *d* Kieme, d_1 abgeschnittene Kieme, *e* After, *f* Vorhof, *g* Ventrikel, *h* Aorta, *i* Ringvene, welche das Blut aus den Kiemen in die Vorkammer führt, *k* Ringarterie, *x* 2 Gefäße, welche venöses Blut direkt zum Herzen führen.

vorderen Augententakels (*ot*) als Geruchsorgan gedeutet. Die Dibranchiaten zeigen das homologe Organ in Form einer Grube (*Sepia*, *Loligo*, **257**) oder als Papille (*Tremoctopus*) oder als kleinen Tentakel (*Liocranchia*, *Chiroteuthis*). Bei *Octopus* kann es ein- oder ausgestülpt werden und erscheint je nachdem als Grube oder Papille. Die Organe liegen etwas hinter dem Auge am Eingang zur Mantelhöhle, die grubenförmigen ventral von ihm, die Papille weiter dorsalwärts. Der

Geruchsnerv (I, 472 *Olfactor*) kommt aus dem Ganglion opticum, ist also cerebralen Ursprungs. Das Epithel zeigt Flimmerzellen und Sinneszellen, welche in eine Spitze mit eingelagerten Stäbchen auslaufen, und einen färbbaren, seiner Natur nach noch unklaren „Nebenkörper“ enthalten (258).

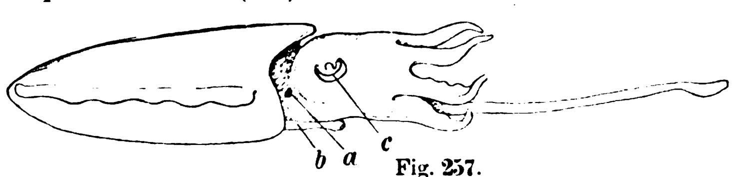


Fig. 257. *Sepia elegans* nach WATKINSON. *a* Geruchsorgan, *b* Trichter, *c* Auge.

Fig. 258. Sinneszelle aus der Geruchsgrube von *Sepiola rondeletii* nach WATKINSON. *a* Spitze mit Stäbchen, *b* Nebenkörper, *c* Plasma, *d* Kern.

Fig. 258.

Unter den Muscheln ist ein Geruchsvermögen nur für *Pecten* nachgewiesen worden. Die Kammuscheln schwimmen fort (vgl. I, S. 346), wenn ein Seestern in ihre Nähe gebracht wird. Dasselbe tritt ein, wenn man den Saft eines zerquetschten Seesterns durch eine Pipette an die Mantelränder bringt. Diese Fluchtbewegung erfolgt auch nach Entfernung der Osphradia und der abdominalen Sinnesorgane und hat vermutlich ihren Sitz in den Sinneszellen des Mantelrandes.

III. Geschmacksorgane der Mollusken.

Ueber diese ist sehr wenig bekannt, obwohl sie sicher bei vielen Familien vorhanden sind, wie aus der Bevorzugung gewisser Nährstoffe hervorgeht. Unsere Landschnecken fressen z. B. mit Vorliebe Kohl und Salat, während sie die Blätter von Erdbeeren, Rhabarber, Gräsern und andern Pflanzen nicht angreifen. Manche von ihnen (*Arion empiricorum, Limax agrestis,* viele *Helix*-Arten) gehen an die verschiedensten Pflanzen, namentlich an zuckerhaltige, während andere (*Limax maximus, Arion subfuscus*) vornehmlich Pilze fressen. Die Limnäen vermögen nach NAGEL eine Zuckerlösung sehr wohl zu unterscheiden von einer nach menschlicher Empfindung ungefähr gleich starken Saccharinlösung; auf erstere antworten sie mit Kaubewegungen, während sie letztere nicht mögen. Die zum Schmecken dienenden Sinneszellen sind bei den Mollusken meist zerstreut über die Lippen und die Mundhöhle und bilden daher keine in die Augen fallenden größeren Organe. Sie hängen mit vielen kleinen subkutanen Ganglien zusammen. Für die primitiven Schnecken (Diotocardier) werden Geschmacksknospen angegeben, aber von anderen Untersuchern geleugnet. Sie finden sich auch an der Rüsselspitze der Heteropoden. Größere Geschmacksorgane finden sich bei Mollusken nur sehr vereinzelt. So setzt sich bei den Chitonen die Mundhöhle nach hinten in einen unter der Radula gelegenen Blindsack fort, welcher an seiner Dorsalwand zwei bohnenförmige Sinnesorgane mit anliegenden Ganglien (I. 434 *Subr. gl.*), die **Subradularorgane** trägt. Sie können aus dem Munde hervorgestülpt und der abzugrasenden Unterlage angepreßt werden, sind also wohl gleichzeitig Geschmacks- und Tastorgane. Ein ganz ähnliches, aber nicht ausstülpbares Organ kommt den Dentalien zu. In der Mundhöhle der Cephalopoden finden sich faltige Papillen, welche als

Geschmacksorgane gedeutet werden. Dagegen scheint das sog. Subradularorgan der Tintenfische keine sensible Funktion zu haben. Es ist ein muskulöser Zapfen unter der Radula, auf dem die Unterspeicheldrüsen ausmünden und gegen den die Beute mit Hilfe der Kiefer gepreßt wird.

E. Geruchs- und Geschmacksorgane der Krebse.

Daß die Krebse ihre Nahrung wittern können, erhellt aus vielen Beobachtungen. Hummer, Langusten, Flußkrebse, Krabben werden von den Fischern durch Fischköpfe und andere Köder in die Fangkörbe gelockt. Einsiedlerkrebse (*Pagurus, Coenobita*) lassen sich auch im Dunkeln durch Aas und stark riechende Düfte von Früchten anlocken. Garneelen (*Palaemon treillanus*) nehmen Fleischstücke in einer Entfernung von 30 cm wahr und gehen auf sie zu, und zwar auch nach Entfernung der Augen. Dieselbe Beobachtung wurde an Krabben (*Carcinus*) gemacht. Solche witternde Krebse bewegen vornehmlich die ersten Antennen mit ihren eigentümlichen „Riechhaaren" hin und her. Da nach Exstirpation derselben das Riechvermögen sehr

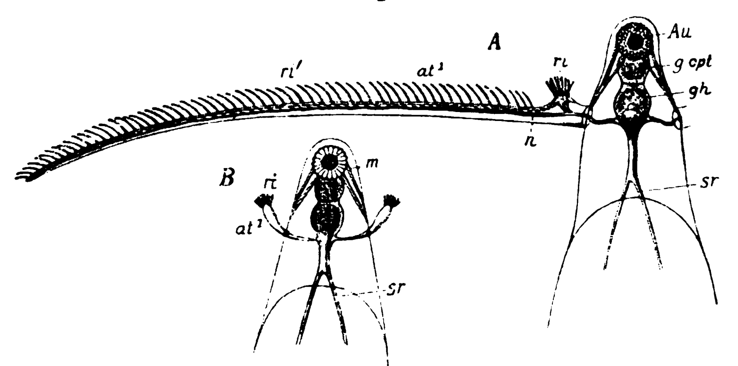


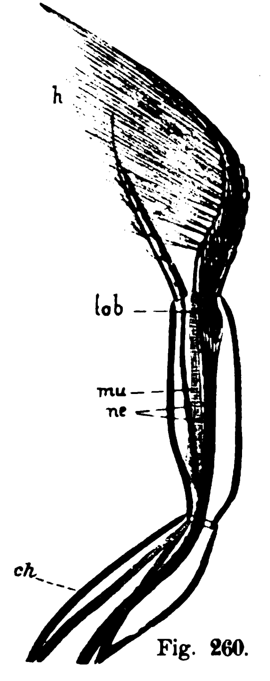
Fig. **259.** *Leptodora hyalina*, Kopf A des ♂, B des ♀. *at¹* Antenne 1, *Au* Auge, *g.opt* Ganglion opticum, *gh* Gehirn, *sr* Schlundring, *m* Muskel, *ri, ri'* Riechhaare. Nach Doflein.

herabgesetzt ist, so sind sie als der Hauptsitz desselben anzusehen. In geringerem Maße haben bei den höheren Krebsen auch die zweiten Antennen, die Mundwerkzeuge und die Spitzen der Scherenfüße die Fähigkeit zu riechen.

Die Riechhaare der ersten Antenne sind nach Zahl, Größe und Anordnung in den verschiedenen Familien sehr mannigfaltig. Zuweilen stehen sie nur auf dem Endgliede, manchmal zu Büscheln vereinigt auf mehreren. Bei den ♂ sind sie häufig stärker entwickelt als bei den ♀ und dienen zum Aufsuchen der letzteren, indem diese vermutlich zur Zeit der Eireife einen riechenden Stoff ausscheiden. Bei der Cladocere *Leptodora hyalina* (**259**), ferner bei *Nebalia* und *Phronima* sind diese Gegensätze sehr auffallend. Bei den Decapoden finden sich die Riechhaare nur auf der Außengeißel der ersten Antenne (**260**), und zwar häufig in großer Zahl an der stark verbreiterten Basis derselben. Bei der Tiefseegarneele *Plesionika* wird ihre Zahl jederseits auf 1500 geschätzt. Nur vereinzelt (*Nebalia, Diastylis*) kommen Riechhaare auch an der zweiten Antenne vor. Bei den blinden *Asellus cavaticus* und *Gammarus puteanus* sind sie nach Zahl und Größe ansehnlicher als bei den gutsehenden Verwandten. Der histologische Aufbau der Riechhaare scheint im Prinzip überall derselbe zu sein. Sie werden bis zur Spitze durchzogen von dem sog. Terminalstrang (**261** *ts*), dessen feine Fibrillen aus einem spindelförmigen Haufen von Sinneszellen, der sog. Riechspindel entspringen (*s*). Die Sinneszellen sind bipolare Ganglien-



zellen und ihre proximalen Fibrillen bilden einen Seitenzweig des großen Antennennerven (**260** *ne*). Die Riechspindeln liegen bei geringer Ausbildung reihenweise nebeneinander (**261**), auf höherer Stufe legen sie sich äußerlich aneinander zu einem Lobus osphradicus (**260** *lob*), welcher häufig so groß wird, daß er aus der Außengeißel heraustritt in das letzte Antennenglied. Der Lobus ist bei denjenigen Krabben, welche im Dunkeln leben (*Pinnotheres tridacnae*, Tiefseebewohner) und rückgebildete Augen haben, besonders groß. Die Riechhaare sind meist ungegliedert, nur die sehr langen zeigen zuweilen eine Ringelung. Bei vielen Entomostracen sind die Verhältnisse etwas einfacher, indem nur wenige Sinneszellen zu jedem Riechhaar gehören. Die Riechhaare scheinen an der meist rundlichen Spitze geschlossen, aber von einer sehr dünnen Chitinhaut bedeckt zu sein, so daß die Riechstoffe hier eindringen können.



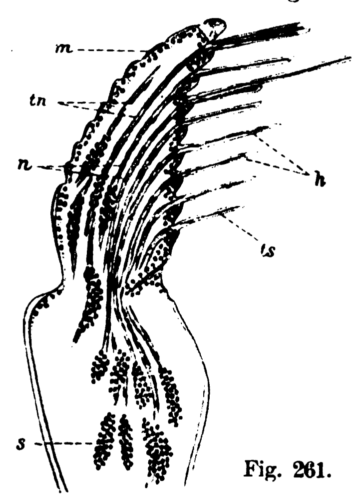


Fig. **260**. Antenne I der Galatheide *Uroptychus nitidus* mit Riechhaaren (*h*) auf der Außengeißel, nach Marcus. *lob* Lobus osphradicus, *ne* Antennennerv, *mu* Muskel, *ch* Chitin.

Fig. **261**. Schnitt durch die Riechhaare (*h*) der I. Antenne von *Stenorhynchus phalangium* nach Marcus. *m* Epidermis, *tn* Terminalnerv, *n* Neurilemmkerne, *s* Sinneszellen (Riechspindeln), *ts* Terminalstrang.

Ueber das Schmeckvermögen der Krebse sind wir zurzeit weniger gut unterrichtet, doch sprechen viele Beobachtungen dafür, daß es vorhanden ist. Wird Fleisch mit Indigkarmin blau gefärbt und dadurch unschmackhaft gemacht, so verschmähen die der Augen beraubten *Palaemon treillanus* es nach einiger Zeit, selbst wenn sie hungerig sind. Dieselbe Art führt Watteballen, welche mit Fleischsaft durchtränkt sind, zum Mund, sobald sie mit den Thorakalbeinen oder Mundgliedmaßen in Berührung gekommen sind. Werden sie dagegen in Chinin oder Cocain gelegt, so werden sie verschmäht. Wird eine Spur Fleischsaft einem Flußkrebs an die Fühler, die Mundwerkzeuge oder an die Spitzen der großen und kleinen Scheren gebracht, so antwortet er sofort mit Freßbewegungen. Nach Entfernung der Außengeißeln der ersten Antennen erfolgt die Reaktion etwas langsamer. Bei den höheren Krebsen können also nicht bloß die Mundwerkzeuge, sondern auch die Spitzen der Scheren schmecken. Welche Organe hierbei tätig sind, ist noch nicht festgestellt.

F. Geruchs- und Geschmacksorgane der Myriopoden.

Durch Amputationsversuche läßt sich nachweisen, daß die Tausendfüßler mit den Fühlern riechen, und zwar sind bei den Diplopoden (*Glomeris*) die zwei oder drei letzten Glieder hierzu befähigt, denn nur sie allein tragen die schon bei den Tastorganen erwähnten (S. 29) Zapfen und Kegel. Die Chilopoden (*Lithobius*) riechen mit allen Gliedern mit Ausnahme der basalen. Hungerige *Lithobius* lassen sich durch rohes Fleisch anlocken, finden dasselbe aber nicht, wenn die Fühler abgeschnitten sind. Die Zapfen sind kurze, starke, am Ende geschlossene Chitingebilde (**262** *z*, **24** *za*), während die Kegel (**24** *k*) eine äußere Oeffnung haben sollen, was mir nicht wahrscheinlich ist. Ich vermute, daß eine dünne Chitinmembran den Kegel abschließt. Sie sitzen frei oder

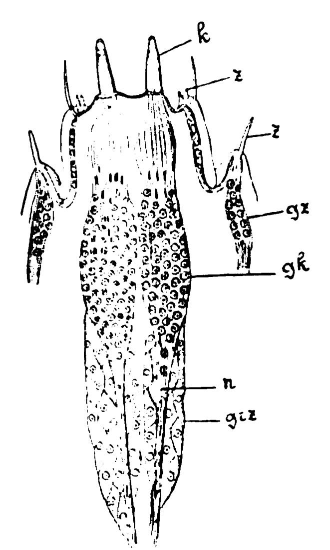


Fig. 262. Geruchskegel am Ende der Fühler von *Julus sabulosus* auf einem Längsschnitt aus LANG. *gk* Ganglien der Sinneszellen, *grz* große Zellen (Fett?), *z* Sinneszapfen, *gz* Ganglien derselben, *k* Sinneskegel, *n* Nerv.

in kleinen Grübchen der Antennen und werden von primären Sinneszellen versorgt, die eine Art Ganglion bilden. Aehnliche Körper an der Unterlippe der Diplopoden dienen vielleicht als Geschmacksorgane.

G. Geruchs- und Geschmacksorgane der Arachnoiden.

Ueber die chemischen Sinnesorgane der Spinnentiere sind wir sehr ungenügend unterrichtet. Die Zecken haben ein ausgezeichnetes Geruchsvermögen, mit Hilfe dessen sie ihre Beutetiere aufsuchen. Wenn man hungerige *Ixodes rhicinus*, eine Art, welche keine Augen besitzt, in eine Glasschale tut und den Finger hineinsteckt, so laufen sie auf diesen zu. Als Geruchsorgan dienen die früher als Gehörorgan gedeuteten, sog. HALLERschen Doppelbläschen, welche am ersten Beinpaar an der Hinterfläche des letzten Gliedes liegen. Beide Bläschen befinden sich dicht nebeinander und sind offene Hauteinstülpungen. Die kleinere äußere trägt 7, die größere innere 9 Sinnesborsten. Treffen die Tiere auf ihrem Wege auf stark riechende Gase, so wenden sie sich ab oder zeigen Schreckreaktionen. Werden die Vorderbeine entfernt, so verliert das Tier die Fähigkeit zu riechen. Bei einigen Milben finden sich jederseits zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar schlanke oder kolbenförmige Haare in becherförmigen Vertiefungen, die sog. pseudostigmatischen Organe, deren Deutung als Geruchsorgane noch sehr zweifelhaft ist. Bei den Heterostigmata kommen sie nur den ♀ zu, in den anderen Familien beiden Geschlechtern. Wahrscheinlich sind es Tasthaare. Viele Spinnen können sicherlich riechen. *Theridium tepidariorum* bewegt sich innerhalb 10—30 Sekunden fort nicht nur nach Annäherung von stark riechenden Oelen, sondern auch von Ranunculusblüten und anderen nicht reizenden Gerüchen. Die Entfernung der Mundwerkzeuge beeinträchtigt das Riechvermögen sehr wenig, wohl aber geschieht dies durch Einfetten des Körpers mit



Vaselin. Die Wolfsspinne vermag ihren Eiersack auf 1—2 Zoll Entfernung am Geruch wiederzuerkennen. Die ♂ und ♀ der in Texas lebenden *Pardosa mercurialis* antworten in gleicher Weise auf stark riechende Oele (Bergamot, Nelkenöl) durch Fortlaufen, zitternde Bewegung der Maxillen und Mandibel und Heben der Beine. Die Maxillen oder das erste Beinpaar und die Sinneshaare können abgeschnitten werden, ohne das Geruchsvermögen aufzuheben. Dasselbe scheint daher nicht nur in jenen Organen, sondern auch sonst in der Körperhaut seinen Sitz zu haben. Daher werden kleine von einer dünnen Chitinhaut abgeschlossene Spalten, welche von Sinneszellen durchzogen werden, wohl mit Recht als Geruchsorgane gedeutet. Sie finden sich über den ganzen Körper zerstreut, entweder als einzelne Spalten oder in Gruppen von 2—30. Solche Gruppen werden meist von einem erhabenen Chitinwulst eingefaßt und dann als leierförmige Organe (lyriform organs) bezeichnet (**26**, **27**). Wir haben sie früher (S. 35) wegen ihrer Lage an den Gelenken als Mechanoreceptoren kennen gelernt, aber es ist nicht unmöglich, daß manche von ihnen zum Riechen dienen. Dahl hat an der Vorderfläche der Maxille der Spinnen ein haarloses Porenfeld mit darunterliegenden Sinneszellen beobachtet, welches vielleicht ein Geschmacksorgan ist, denn es liegt dort, wo sich die Mandibeln bewegen. Möglicherweise dienen auch die sog. „Fächerorgane" der Solpugiden zum Riechen. Es sind fünf fächerförmige Plättchen auf der Ventralseite des vierten Beinpaars, zwei an der Hüfte, drei an den beiden Schenkelringen. Die dorsale Kante des freien Randes besitzt eine Rinne im Chitin, an deren Boden die langen Ausläufer vieler Sinneszellen mit einer kleinen Anschwellung enden. Am letzten Gliede des Tasters und ersten Beinpaars der Solpugiden kommen Champagnerpfropfen- und Flaschenorgane vor, die vermutlich ebenfalls zum Riechen dienen.

H. Insekten.

I. Das Riechvermögen.

Die meisten Insekten können riechen, und bei vielen spielt diese Fähigkeit eine bedeutende Rolle beim Aufsuchen solcher Stoffe, welche als Nahrung oder zur Eiablage benutzt werden, und ferner im Erkennen der Artgenossen bzw. des anderen Geschlechts. Die Perversität, daß männliche Käfer oder Schmetterlinge zuweilen untereinander kopulieren, erklärt sich daraus, daß das eine Tier von einer vorherigen Begattung noch mit dem Geruch des Weibchens behaftet war. Viele Käfer und Fliegen wittern faulendes Fleisch auf weite Entfernungen hin, und Schmeißfliegen vermögen zwischen toten und nur betäubten Tieren sehr wohl zu unterscheiden. Trotzdem lassen sich viele Fliegen von den „Aasblumen" täuschen und suchen sie auf. Manche Schlupfwespen legen ihre Eier in Käferlarven, welche im Holz sitzen und die sie wohl nur gerochen haben können. Viele Eulen und Nachtschmetterlinge lassen sich durch ausgelegte Obststücke ködern, und stark duftende Blüten (*Crocus*, Lilien, Narzissen, Orchideen, *Silene, Convolvulus, Lonicera* u. a.) werden besonders von ihnen beflogen. Wespen werden durch Obst und Kuchen angelockt. Die Obstfliege *Drosophila ampelophila* vermag faule Früchte auf weite Entfernung hin zu wittern; wird ein Fühler abgeschniten, so führt die Fliege Drehbewegungen nach der unverletzten Seite hin aus, was wahrscheinlich macht, daß das Tier für gewöhnlich diejenige Richtung einhält, bei der beide Fühler gleich

stark von dem Geruchsreiz getroffen werden. Der Blütenbesuch der Taginsekten wird sicherlich nicht nur durch olfaktive, sondern auch im hohen Maße durch optische Reize bestimmt. Die Meinungen der Forscher gehen aber noch weit auseinander, wahrscheinlich weil die verschiedenen Arten differieren, und auch die Individuen derselben Art in der Nähe mehr durch den Geruch, in der Ferne mehr durch die Farben der Blüten angezogen werden. PLATEAU schließt aus seinen Versuchen, daß in erster Linie der Duft der Nektarien die Insekten anzieht, denn sie kamen auch nach Entfernung der Blumenblätter, während diese nach Entfernung der Nektarien nicht mehr oder in viel geringerem Maße aufgesucht wurden. FOREL und andere Forscher fanden aber, daß die Blumen auch nach Amputation der Fühler noch ihre Anziehungskraft ausüben und dasselbe für künstliche Nachahmungen und für Blumen unter Glasglocken gilt, so daß zweifellos auch die Augen beim Blütenbesuch mitspielen, ein Ergebnis, das von vornherein zu erwarten war. Die Antennengeruchsorgane der Spinner und Spanner sind so stark entwickelt, daß sie die ♀ auf weite Entfernung hin (angeblich über 1 km) zu wittern vermögen. Wird ein frisch ausgeschlüpftes ♀ im Freien in eine Schachtel gesetzt, so sammeln sich nicht selten viele ♂ um dasselbe, und dies trifft zuweilen selbst bei seltenen Arten zu. So fing FABRE auf diese Weise 60 ♂ von *Gastropacha quercus*, einer Art, die er im Laufe von 3 Jahren nicht zu Gesicht bekommen hatte. STANDFUSS erbeutete bei Zürich mit einem ♀ der dort nicht häufigen *Saturnia pavonia* in 7 Stunden 127 ♂. FOREL hatte in Lausanne mehrere *Saturnia carpini* ♀ zum Ausschlüpfen gebracht, worauf ein ganzer Schwarm von ♂ sich vor dem geschlossenen Fenster ansammelte und einen Zusammenlauf der Straßenjungen veranlaßte. Die Anlockung durch einen Riechstoff tritt sehr deutlich zu Tage bei den Psychiden, den Sackspinnern, deren Raupen in einem aus Pflanzenteilen gesponnenen Sack leben. Die Puppen liegen ebenfalls in dem Sack, und auch die ausgeschlüpften ♀ bleiben als flügellose Geschöpfe in ihm, so daß sie von den ♂ gar nicht gesehen werden können. Diese leben nur 1–2 Tage und fliegen wild umher, bis sie einen Sack mit einem ♀ gewittert haben. Sie bohren den Penis, welcher fernrohrartig ausgezogen wird, in den Sack hinein und tasten den Körper des ♀ ab, bis sie die weibliche Oeffnung gefunden haben. Unter den Tagfaltern, Schwärmern und Eulen kommen manche Arten vor, deren ♂ an den verschiedensten Körperstellen freie oder in Taschen liegende Duftorgane besitzen, welche aus eigentümlichen Schuppen bestehen. Der ihnen entströmende Duft kann so stark sein, daß er der menschlichen Nase auffällt, und steigert, wie es scheint, die sexuelle Erregung der ♀. BANDERMANN bestrich das Papiermodell eines weiblichen Kohlweißlings mit dem Hinterleib eines frisch ausgeschlüpften Weibchens und reizte dadurch ein Männchen so sehr, daß es mit dem Modell zu kopulieren suchte. Die Ichneumonide *Pimpla instigator* ♀ wird durch den Geruch des frischen Blutes der Weißlingspuppe angelockt, und dieser Reiz löst auch Einstichbewegungen des Legestachels aus, und dasselbe gilt für *Habrobracon brevicornis*, wenn sie in einem Glasschälchen auf eine Stelle stößt, welche man mit einer Raupe der Mehlmotte betupft hat. Eier werden aber dabei nicht abgesetzt. Die sozialen Hymenopteren, welche zu demselben Nest gehören, erkennen sich an dem Nestgeruch und befehden alle Individuen anderer Nester. Nach Amputation der Fühler greifen manche Ameisen (*Formica*, *Camponotus*) die Angehörigen fremder Nester nicht mehr an, *Myrmeca*

wird aber durch diesen Eingriff sehr erregt und wendet sich sogar gegen die eigenen Nestgenossen. Alle Ameisen, und ebenso die Bienen, welche von einer Königin abstammen, haben denselben erblichen Geruch und benehmen sich freundlich gegeneinander und gegen die Königin, auch wenn sie lange getrennt waren oder zu verschiedenen Kolonien gehören oder vor dem Ausschlüpfen von der Königin abgetrennt wurden. Dieser Geruch verändert sich freilich bei den Arbeitern während ihres Lebens, was leicht zu Angriffen der verschiedenalterigen Nestgenossen führen kann, wenn sie eine Zeitlang getrennt waren. Die jüngeren Arbeiter greifen dabei die älteren an, nie umgekehrt, denn die älteren erinnern den Nestgeruch, den sie selbst früher gehabt haben. Ein solcher „progressiver Geruch" kommt in geringem Maße auch der Königin zu. Werden Ameisen mit dem Quetschsaft eines anderen Nestes beschmiert, so werden sie von den Angehörigen dieses Nestes freundlich, von den eigenen Nestgenossen feindlich behandelt.

Zwei Bienenvölker kann man gegeneinander unempfindlich machen durch Besprengung mit einer stark riechenden Flüssigkeit. Hängt man in einen entweiselten und daher sehr aufgeregten Bienenstock die eigene Königin, welche in einem engmaschigen Drahtkäfig sitzt und nicht berührt und gesehen werden kann, so tritt sofort Ruhe ein, was wohl nur auf dem besonderen Geruch (vielleicht auch auf einen Ton) beruhen kann. Eine fremde Königin wird zuerst als Feindin angesehen und muß in einem kleinen Käfig eingehängt werden; erst nach 24—36 Stunden ist Gewöhnung eingetreten. Auch der leere Käfig wird wegen des ihm anhaftenden Geruchs noch längere Zeit von den Arbeitsbienen belagert. v. Frisch hat gezeigt, daß sich Bienen nicht nur auf bestimmte Farben (blau, gelb, weiß), sondern auch auf 32 verschiedene Gerüche dressieren lassen, wenn man ihnen Zuckerwasser in kleinen Kästchen reicht, welche einen bestimmten Duftstoff enthalten. Sie zeigen dabei ein erstaunliches Unterscheidungsvermögen. „Bienen, die auf den Duft von Pomeranzenschalenöl dressiert waren, unterschieden dieses Oel geruchlich von 43 andern ätherischen Oelen mit voller Sicherheit." Sie wurden außer vom Dressurduft noch von drei andern Stoffen angelockt, welche für die menschliche Nase jenem sehr ähnlich sind. Andere Beobachtungen sprechen ebenfalls dafür, daß das Riechvermögen der Bienen dem menschlichen sehr ähnlich, aber jedenfalls nicht schärfer ist, denn sie vermögen einen Duft nur aus nächster Nähe wahrzunehmen, während sie Farben auch auf weite Entfernung erkennen. Die Blüten locken daher die Bienen in erster Linie durch ihre Farben an, während der Duft besonders auf Fliegen, Käfer und manche Schmetterlinge anziehend wirkt. Gewisse Blumen duften bekanntlich nachts besonders stark, und locken dadurch Schwärmer und andere Dämmerungsformen an. Unter den vielen gleichfarbigen Blüten finden sich die Bienen mit Hilfe des Geruchs zurecht, und ihre für die Befruchtung der Nutzgewächse so ungeheuer wichtige Tätigkeit beruht darauf, daß sie immer wieder dieselbe Blütensorte aufsuchen, welche sie am Geruch von gleich oder ähnlich gefärbten unterscheiden.

Die Fähigkeit, den Weg zum Nest zurück zu finden, beruht bei manchen Ameisen (*Lasius*, den blinden *Eciton*-Arten) auf dem Geruchsvermögen und fällt fort nach Entfernung der Antennen, während bei anderen Gattungen (*Formica*) hauptsächlich die Augen die Orientierung bewirken (vgl. bei Lichtkompaßbewegungen). Die ersteren lassen auf den Straßen vom Neste fort eine Geruchsspur zurück und finden mit Hilfe derselben den Weg rückwärts. Es wird von manchen Forschern angenommen, daß auch auf dem Rückwege eine besondere Geruchsspur

zurückbleibe, denn setzt man eine Ameise von irgendeiner Stelle einer solchen Ameisenstraße an eine andere Stelle, so behält sie ihre ursprüngliche Marschrichtung — zum Nest oder von ihm fort — bei. Um diese Tatsache zu erklären, genügt die Annahme, daß die Ameise an der neuen Stelle in derselben Weise sich zum Lichte orientiert wie zuvor, und man braucht nicht zu glauben, daß bei der Fortwanderung ein anderes Sekret produziert wird als auf dem Rückmarsche. Nach HENNIG wird die Geruchsspur durch die Ameisensäure der Analdrüsen erzeugt, indem der Hinterleib den Boden betupft. Er konnte durch Bepinseln einer Linie mit dieser Säure eine künstliche Heerstraße herstellen. Auch visuelle Eindrücke, welche im Gedächtnis haften, spielen bei der Orientierung eine Rolle und leiten die Ameise bei einer Einzelwanderung. Nur auf den Ameisenstraßen bleibt von vielen Individuen so viel Duftstoff zurück, daß er die Richtung anzeigt, und die Menge desselben muß abnehmen mit wachsendem Abstand vom Nest, wodurch beide Richtungen bis zu einem gewissen Grade unterschieden werden können. Durch diese Auffassung erübrigen sich frühere, schwer verständliche Theorien, welche eine „Polarisation" (BETHE) der Geruchsspur oder eine „Geruchsform" (WASMANN) derselben annahmen oder behaupteten, daß alle Tast- und Geruchsreize der durchlaufenen Strecke in ihrer Aufeinanderfolge gedächtnismäßig festgehalten würden (FOREL).

Alle diese Reaktionen verlaufen zuweilen anders infolge besonderer Erfahrungen oder Umstände. Ein weiselloses Bienenvolk nimmt, wie erwähnt, eine fremde Königin an, aber erst, nachdem es sich in 24—36 Stunden an sie gewöhnt hat, und ebenso finden verirrte, aber mit Honig gefüllte Bienen, welche den Rüssel „bettelnd" vorstrecken, in jeden Stock leicht Eingang. Einige Forscher haben das Riechvermögen der Bienen angezweifelt, weil sie im Sommer während der Tracht auf Honig nicht reagieren. Sie sind dann zu sehr beschäftigt. Im Herbst aber stürzen sie sich sofort auf eine verdeckte Schale mit Honig. Wenn Ameisen verschiedener Arten oder Gattungen gleich nach dem Ausschlüpfen aneinander gewöhnt werden, so befehden sie sich nicht und können zu einer „gemischten Kolonie" vereinigt werden. Solche Ameisen greifen andere Arten an, mit deren Gerüchen sie noch nicht bekannt sind. Ebenso lassen sich verschiedene Individuen verschiedener Arten vereinigen, denen die Fühler abgeschnitten sind, ohne daß sie gegeneinander losziehen.

II. Die Geruchsorgane der Insekten.

Aus den geschilderten Beobachtungen geht hervor, daß zahlreiche Insekten riechen können, und daß diese Fähigkeit beim Aufsuchen des Nestes sowie der Nahrung und im Geschlechtsleben häufig eine große Rolle spielt. Schon vor ca. 200 Jahren haben berühmte Entomologen wie RÉAUMUR (1734), ROESEL (1746) und LYONET (1762) auf die Fühler als Träger der Geruchsempfindung hingewiesen, und diese Auffassung hat sich gegenüber vielen anderen Meinungen fast allgemein durchgesetzt. Daneben scheinen auch die Palpi labiales bei Schmetterlingen, Wasserkäfern und Holzwespen riechen zu können. Zahlreiche Versuche beweisen, daß nach Abschneiden der Fühler das Riechvermögen fast ganz oder ganz verloren geht. Auf den so stark entwickelten Fiedern der männlichen Saturnien stehen angeblich nur Tastborsten, aber auf dem Stamm kommen Geruchsorgane vor und zwar in viel größerer Zahl als bei den Weibchen. Bei anderen Spinnern breiten sie sich



auch auf die Fiederäste der Fühler aus. Der in den Fühlern so häufig zum Ausdruck kommende Geschlechtsdimorphismus zeigt immer ein starkes Ueberwiegen der Sinnesorgane bei den Männchen. Bei Aaskäfern hingegen, wo beide Geschlechter die Fühler in gleicher Weise zur Nahrungssuche nötig haben, sind auch die Fühler gleich. Bei den Arbeitsbienen besteht der Fühler aus einem Schaft und einer 11-gliedrigen Geißel. Der Schaft und die 3 untersten Glieder tragen nur Tastborsten, während die 8 übrigen auf der medialen Seite übersäht sind mit sog. „Porenplatten" (**267**) und außerdem am distalen Rande einige „Riechkegel" und „Flaschenorgane" tragen. Werden Bienen auf einen Duft dressiert (s. o.) und ihnen dann die Fühler abgeschnitten, so können sie nicht mehr den Dressurduft von anderen Gerüchen unterscheiden. Werden sie hingegen auf eine Farbe dressiert, und wird dann die Amputation der Fühler vorgenommen, so können sie noch verschiedene Farben unterscheiden, ein Beweis daß nicht der Operationsshock den Ausfall des Riechvermögens bedingt hat (v. FRISCH). Läßt man noch das unterste, vierte, der mit Porenplatten versehenen Geißelglieder stehen, so ist die Biene imstande den Dressurduft von anderen Düften zu unterscheiden, und sie läßt sich auch noch auf einen neuen Geruch umdressieren.

Fig. **263**. Champagnerpfropfenorgane, Sensilla coeloconica der Arbeiter von *Vespa crabro* nach SCHENK. *a* Sensille, *ch* Chitin des Fühlers, *p* Porenkanal, *szg* Sinneszellengruppe.

Da die Fühler der Insekten die verschiedensten Sinnesorgane tragen, so ist es bis jetzt nicht möglich gewesen, mit völliger Sicherheit ihre Funktion zu erkennen. Als Tastapparate werden außer anderen Einrichtungen (s. S. 28) die an der Basis dickwandigen und gelenkig aufgesetzten Borsten und Haare angesehen, aber es ist möglich, daß die an der Spitze besonders dünnwandigen Haare auch zum Riechen oder zur Temperaturempfindung

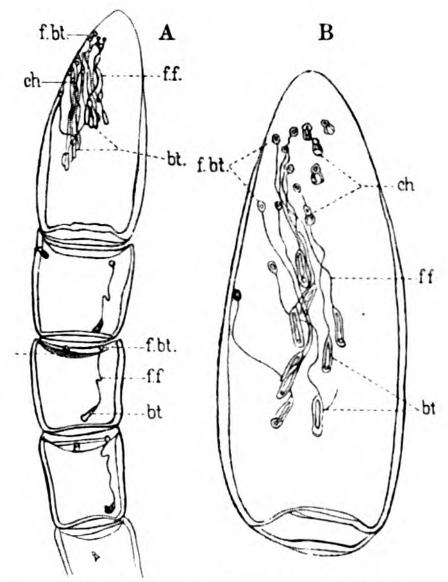


Fig. **264**. **A** Endglieder, **B** letztes Glied des Fühlers der Ameise *Lasius flavus* (Arbeiter). *bt* FORELsche Flasche, *ch* Champagnerpfropfenorgan, *ff* Kanal, *fbt* äußere Oeffnung der Flasche. Nach FOREL.

dienen. Für die Riechfunktion werden in Anspruch genommen: 1. die Riech- oder Porenplatten, 2. die Riechkegel, 3. Riechhärchen, 4. verschiedene Formen von eingesenkten Sinneshaaren (Champagnerpfropfenorgane, Flaschenorgane u. a.), die nach VOGEL in den wesentlichen histologischen Verhältnissen übereinstimmen, was für ihre gleiche Funktion spricht.

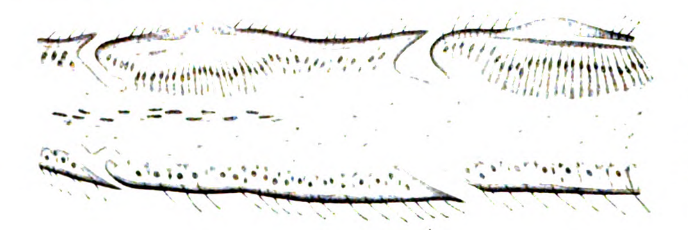


Fig. 265. Längsschnitt durch 2 Tyloide (Riechorgane) am Fühler von *Trigonalys Hahni* ♂ nach POPOFF.

Die **Riech-, Poren-** oder **Membranplatten,** Rhinaria (Sensilla) placodea (**25** D, **266, 267**) stehen an den Fühlern und an anderen Organen oft so dicht zusammen, daß sie ganze „Porenfelder" bilden. So kommen in den beiden Fühlern von *Dytiscus* 4500—5000 vor, und bei den Bienen ist die mediale Seite des Fühlers so dicht mit ihnen bedeckt, daß die Sinneszellen eine kontinuierliche, nur von Gruppen von Stützzellen unterbrochene Schicht bilden. Sie sind nach den Tasthaaren die zahlreichsten Sinnesorgane. Nach VOGEL besitzt jede Antenne einer Königin etwa 2000, einer Arbeiterin etwa

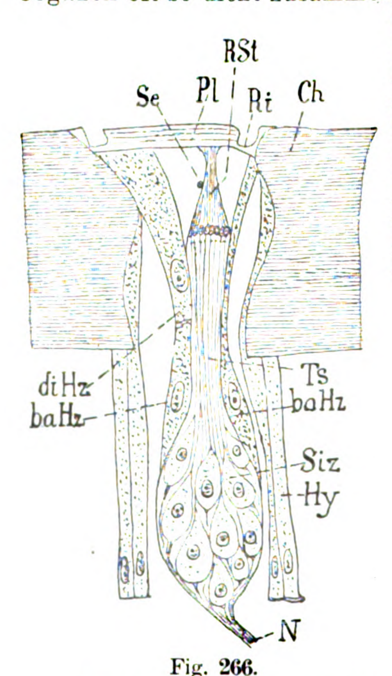


Fig. **266**.

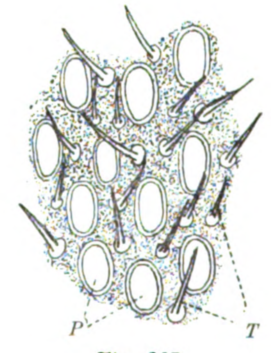


Fig. **267**.

Fig. **266**. Riechplatte von *Vespa vulgaris* (ältere Puppe) nach VOGEL. *baHz*, *diHz* basale, distale Hüllzelle, *Ch* Chitin, *Hy* Hypodermis, *N* Nerv, *Pl* Riechplatte, *Ri* Ringmembran, *RSt* Riechstäbchen, *Se* Sekrettropfen, *Siz* Sinneszelle, *Ts* Terminalschlauch. $^{1600}/_1$.

Fig. **267**. Flächenansicht eines Stücks von einem Bienenfühler (Arbeiterin) von der medialen Seite. $^{500}/_1$. Nach v. FRISCH. *P* Poren- oder Riechplatte, *T* Tasthaar.

6000, einer Drohne etwa 30000 Riechplatten. **266** zeigt den feineren Bau. Die dünne Chitinplatte *Pl*, welche den Porus nach außen abschließt, hängt in einem noch dünneren Ringe (*Ri*). Sie hat bei Bienen

eine rundlich-ovale, bei Wespen und Ichneumoniden meist eine im Sinne der Längsrichtung des Fühlers langgestreckte, streifenförmige Gestalt und ist in der Mitte so dünn (ca. $1/2$ μ), daß Gase leicht hindurchtreten können. Eine Anzahl (10—30) Sinneszellen, welche zwischen den Epidermiszellen ein Ganglion bilden, vereinigen sich mit ihren distalen Ausläufern zu einem Terminalstrang, der an dem Rande der Platte oder an der Ringmembran endigt. Das äußerste Ende der Fäden des Stranges scheint chitinisiert zu sein und trägt ein oder zwei sich stark färbende Körnchen (Basalkörner?). Zwei basale Hüllzellen umgeben den Strang und scheiden terminal eine Sekretmasse um ihn herum aus, in der ein stark färbbares Körnchen (*Se*) sichtbar ist. Das Sekret bewahrt den Strang vor dem Eintrocknen und nimmt vielleicht zuerst die Riechstoffe auf. Dazu kommt eine große distale Hüllzelle als Erzeugerin der Porenplatte. Da die Platte dünn ist, wird sie für Gase durchgängig sein. Ihre Aufhängung in einer noch zarteren Ringmembran läßt aber vermuten, daß sie durch Druck etwas nach innen bewegt werden kann und daher auch zum Tasten dient. Ich halte sie für ein gemischtes Sinnesorgan. Eine ganz ähnliche, aber nur mit einer Sinneszelle versehene Einrichtung haben wir früher in den Poren der „leierförmigen Organe“ der Spinnen (**27**) und in der Haut der Bienen (**25** E, F) kennen gelernt. Bei den Ameisen kommen am Fühler angedrückte („niedergelegte“) Riechhaare vor, und von diesen leiten sich wahrscheinlich phylogenetisch zuerst die streifenförmigen Rhinarien der Wespen und Ichneumoniden und weiter von diesen durch Verkürzung die rundlichen Porenplatten ab; daher die excentrische Lage der Sinneszellen bei den letzteren. Bei Ichneumoniden und *Trigonalys* haben die Streifen die Form schwielenartiger Chitinverdickungen („Tyloide“), welche von Kanälen und Sinneszellen durchsetzt werden (**265**).

Die **Riechkegel,** Rhinaria (Sensilla) basiconica, sind kurze, aus einer Vertiefung entspringende Kegel (**25** *HPPg*), welche an der Spitze mit einer sehr dünnen Chitinhaut abschließen, an der die Sinneszellen in derselben Weise wie an den Riechplatten enden; darauf gründet sich ihre Deutung als Riechorgane. Auch die übrigen histologischen Einzelheiten (Hüllzellen u. a.) bieten nichts Neues. Die Riechkegel fehlen den Drohnen und allgemein den Männchen der Apiden, was vermuten läßt, daß sie zum Riechen der Nährstoffe dienen, denn die Arbeiterin muß im dunklen Stock und auf den Blüten viele besondere Gerüche (Honig, Pollen, Brut u. a.) unterscheiden können, welche für die Drohnen bedeutungslos sind. Die Riechplatten würden dann im allgemeinen zum Riechen bestimmt und den Drohnen beim Verfolgen der Königin neben den Augen behilflich sein. Man kann in ihnen nicht Organe des Nah- oder Ferngeruchs sehen, wie einige Forscher wollen, denn es ist gleichgültig, ob der Riechstoff eine kurze oder eine lange Strecke zurückgelegt hat bis zur Sinneszelle. Auch in der Gattung *Vespa* sind die Riechkegel auf den Antennen der ♀ viel häufiger als bei den ♂. Vogel hält die Sinneszellen der Kegel für sekundär, weil der Antennennerv ihnen entgegenwächst, aber dieses ontogenetische Moment darf bei der Unterscheidung zwischen primären und sekundären Sinneszellen nicht herangezogen werden. Diese Zellen sind primäre Sinneszellen, weil sie proximal in einen Neuriten übergehen; ob dieser kurz oder lang ist, ist gleichgültig.

Die **Riechhärchen** (Rhinaria trichodea) sind kurz, dünnwandig und werden in ganzer Länge von einem Terminalschlauch durchzogen, der von 5—10 Sinneszellen gebildet wird.



Eingesenkte Sinneshaare, welche mehr oder weniger tief in das Chitin verlagert sind und von einer oder von mehreren Sinneszellen durchzogen werden, kommen in mancherlei Formen vor. Sie gewähren den Vorteil, daß sie vor mechanischen Verletzungen geschützt sind und daher an ihrer Spitze eine sehr zarte Chitinhaut haben können, welche leicht von Gerüchen durchdrungen wird. Die **Champagnerpfropfenorgane** (**263**), **Grubenhaare** oder **Grubenkegel,** Sensilla coeloconica, liegen noch verhältnismäßig weit nach außen, und ihr erster Name erklärt sich aus der eigentümlichen Form des sie umgebenden Hohlraums. Nach ihrer versteckten Lage können sie nur als Riech- oder als Temperaturorgane angesehen werden. Bei Hummeln und Bienen kommen sie in nicht großer Zahl auf dem Endgliede der Fühler vor. Sie sind auch bei Schmetterlingen, und zwar besonders zahlreich bei den Männchen, und bei den Orthopteren beobachtet worden. Bei den Fliegen ist das dritte Antennenglied meist sehr vergrößert und enthält sackförmige Einstülpun-

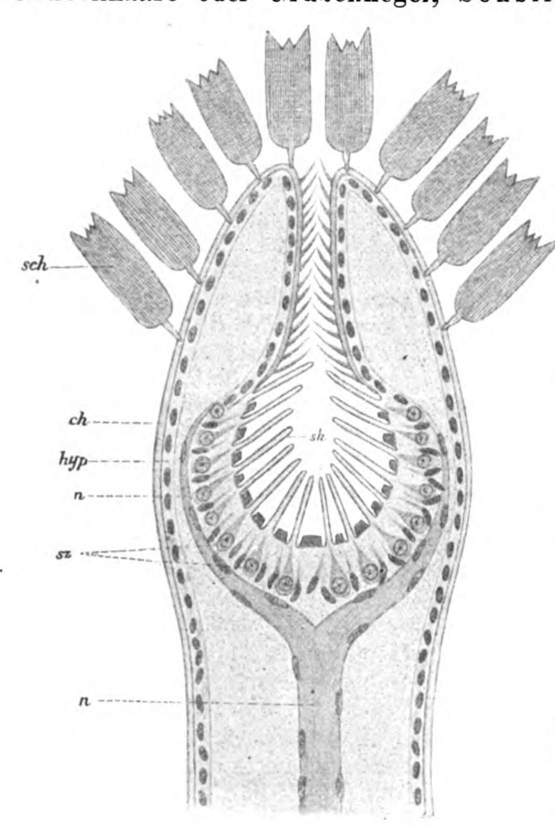


Fig. **268.** Längsschnitt durch die Spitze des Palpus labialis von *Pieris brassicae* nach VOM RATH. $^{690}/_{1}$. *ch* Chitin, *hyp* Hypodermis, *n* Nerv, *sch* Schuppe, *sz* Sinneszelle.

gen mit einigen oder vielen Riechhaaren. Eine ähnliche Einrichtung weist das Endglied des Palpus labialis der Schmetterlinge (**268**) und der Holzwespen (*Sirex*) auf, eine tiefe Grube mit vielen Sinneshaaren. Wenn verschiedene Riechorgane bei derselben Insektenart,

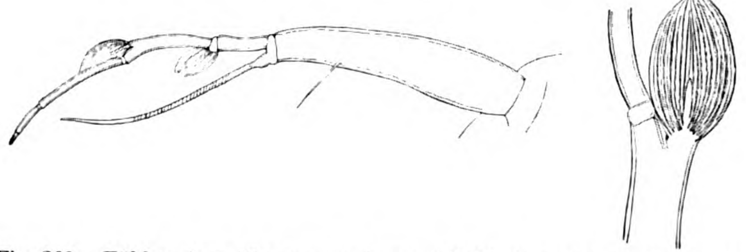


Fig. **269.** Fühler einer *Chironomus*-Larve mit Riechorganen nach LAUTERBORN.

namentlich bei den hochstehenden sozialen Hymenopteren vorkommen, so werden sie vermutlich verschiedene Gerüche der Blüten, der Stockbewohner oder der Nahrung unterscheiden können.

Die **Forelschen Flaschen** (Sensilla ampullacea) lassen sich von den vorigen nicht scharf trennen, aber die Sinneshaare sind länger, ihr Chitin ist überall gleich stark, und sie sind manchmal so tief eingesenkt, daß ein langer gewundener Gang zu ihnen führt. Sie kommen vor an den Fühlern der aculeaten Hymenopteren, namentlich an den Endgliedern (**264**) und scheinen, wie auch die Grubenhaare immer nur von einer Sinneszelle versorgt zu werden. Da Duftstoffe nur sehr langsam bis zu diesen weit nach innen verlagerten Sinneshaaren vordringen werden, halte ich sie für Temperaturorgane. Es ist bekannt, wie sehr diese Tiere von der Temperatur abhängen; Bienen gehen z. B. nur bei mindestens + 8° C aus dem Stock. Daneben mögen die freien Epidermisnerven als Temperaturorgane der Insekten dienen. Mit diesen Andeutungen ist die Mannigfaltigkeit der als Geruchsorgane zu deutenden Bildungen keineswegs erschöpft. Die Larven der Zuckmücken (*Chironomus*) besitzen z. B. an ihren Fühlern 2 Sinnesborsten, welche von einem Käfig von Schutzhaaren umgeben sind (**269**).

III. Geschmacksorgane der Insekten.

Viele Beobachtungen beweisen den Geschmackssinn der Insekten. Die Raupen vieler Schmetterlinge nähren sich von einer bestimmten Sorte Blätter und verhungern lieber, als daß sie an andere herangehen. Sie versuchen die letzteren, weisen sie aber zurück. Manche gehen freilich in solchen Fällen schließlich zu einer fremden Pflanze über. Eine abnorme Aenderung des Geschmacks zeigt sich bei den sog. Mordraupen gewisser Eulen, welche ihre eigenen Artgenossen überfallen. Wenn man Honig mit Morphium, Chinin etc. durchtränkt, so fangen die durch den Geruch angelockten Ameisen an zu fressen, hören aber plötzlich wieder auf. Wird er mit Phosphor gemischt, so nehmen sie ihn gern zu sich, obwohl sie dadurch vergiftet werden. Die Bienen, Wespen und Ameisen lieben alle süßen Stoffe leidenschaftlich. Die letzteren stehen zu den Blattläusen in einem symbiotischen Verhältnis und betupfen sie mit ihren Fühlern, wobei dann ein süßer Saft aus dem After ausgeschieden wird. Die myrmecophilen Käfer und andere Insekten werden in den Ameisennestern als Freunde geduldet und abgeleckt wegen eines angenehm schmeckenden Drüsensekrets. Manche eigenartigen Instinkte sind auf den Geschmackssinn zurückzuführen, so das Pilzzüchten der Attiden und Termiten, da an den Hyphen kleine stärkehaltige Knollen auftreten, welche gefressen werden. Ferner die *Myrmecocystus*-Ameisen, bei denen eine bestimmte Sorte von Arbeitern sich den Kropf so sehr mit Honig füllt, daß sie lebenden Tonnen gleichen. Bei der nordamerikanischen Gryllide *Oecanthus fasciatus* steigt das Weibchen auf den Rücken des Männchens und leckt hier das Sekret einer an der Hinterbrust befindlichen Drüse ab, und ganz ähnlich verhält sich die Schabe *Phyllodromia germanica* (s. S. 203).

Die Geschmacksorgane sind Grubenkegel (**270**, 3), welche von den als Geruchsorgane gedeuteten Sensilla coeloconica sich nur durch ihre Lage an den Mundwerkzeugen oder im Innern der Mundhöhle unterscheiden. Zuweilen haben sie auch die Form frei hervorragender Sinnesborsten und sind dann von Tastapparaten nicht sicher zu unter-





scheiden. Sie zerfallen in äußere und in innere Geschmacksorgane. Die ersteren liegen außerhalb der Mundhöhle und hauptsächlich bei solchen Insekten, welche flüssige Nährstoffe zu sich nehmen, z. B. an der Spitze der Zunge und Nebenzungen bei Hymenopteren (2), an den verbreiterten Endlappen (Labellen), welche an der Spitze des Fliegenrüssels sitzen und als umgewandelte Lippentaster angesehen werden; auch die an den Tastern der Käfer und Orthopteren befindlichen Grubenkegel sind hierher zu rechnen, falls sie nicht zum Riechen dienen.

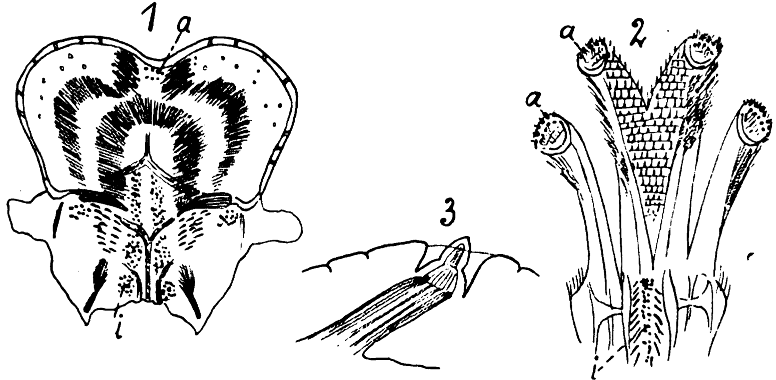


Fig. 270. Geschmacksorgane der Insekten nach NAGEL. 1 Gaumen der Heuschrecke *Acridium caerulescens*. 2 Zunge mit Nebenzunge von *Vespa vulgaris*. 3 Geschmackskegel vom Lippentaster des Käfers *Acilius*. *a* äußere, *i* innere Geschmacksorgane.

Die inneren Geschmacksorgane (270) kommen bei fast allen Insekten vor, und bei denjenigen mit kauenden Mundwerkzeugen sind sie die einzigen, weil der feste Bissen erst in die Mundhöhle gebracht werden muß, um geprüft zu werden. Sie finden sich besonders am Gaumen (Epipharynx), d. h. auf der Innenseite der Oberlippe, daneben auch ventral an der Basis der Zunge.

J. Geruchsorgane der Wirbeltiere.

Das Geruchsorgan der Wirbeltiere läßt sich nicht mit Sicherheit auf irgendein Organ einer wirbellosen Klasse zurückführen. Da aber die Wirbeltiere, wie aus vielen Tatsachen hervorgeht, sich zusammen mit den Tunicaten von den Prächordaten und diese von Turbellarien ableiten (vgl. I, S. 488), so wird man annehmen dürfen, daß die Urwirbeltiere (Praecraniota) ursprünglich paarige Riechgruben am Kopfe besaßen. Beim *Amphioxus* und bei den Cyclostomen liegen, wie weiter unten gezeigt werden wird, sekundär veränderte Verhältnisse vor. Nach dieser Auffassung ist das Geruchsorgan das einzige Sinnesorgan der Vertebraten, welches von den Wirbellosen übernommen wurde, und daher ist es auch mit primären Sinneszellen versehen. Diese bilden zusammen mit Stützzellen jederseits in der Nähe der Oberlippe die Auskleidung einer Grube, welche das umgebende Medium prüft und vom ersten Gehirnnerven versorgt wird. Sie hat von Anfang an eine olfaktorische und eine respiratorische Bedeutung, dient nicht bloß zum Riechen und zum Aufspüren der Nahrung, sondern auch zur Untersuchung der Qualität des Atemwassers. Die Gruben liegen ursprünglich in einiger Entfernung vor dem Munde auf der Außenseite des

Kopfes. Da aber die Atmungsorgane der Wirbeltiere von der Mundhöhle aus ihre Sauerstoffzufuhr erhalten, so bahnt sich bei den Selachiern eine Verbindung mit der Mundhöhle an, welche bei den Dipnoi zu einer inneren Nasenöffnung (Choane) führt. Bei den Vierfüßlern wird die Sonderung in einen respiratorischen vorderen und unteren und einen olfaktorischen hinteren und oberen Abschnitt allmählich immer mehr ausgeprägt und der erstere vom Trigeminus übernommen; er dient nicht nur zur Prüfung der Qualität der Atemluft, sondern auch zu ihrer Anwärmung und Reinigung. Hand in Hand damit vollzieht sich eine Vergrößerung der Oberfläche durch Muscheln, welche bei den Reptilien von der Riechschleimhaut überzogen sind, bei Vögeln und Säugern sich an der Doppelfunktion des ganzen Organs beteiligen. Das Riechepithel greift schon bei den Amphibien auf die Umgebung der Choanen über und entwickelt sich hier zu einem besonderen ventralen Geruchsorgan, dem sog. JACOBSONschen Organ, welches die bei der Ausatmung ihm von der Mundhöhle aus zugeführten, der Nahrung entstammenden Riechstoffe beurteilt. Bei den Reptilien trennt es sich vom Geruchsorgan und erreicht den höchsten Grad seiner Ausbildung, um bei Vögeln und höheren Säugern (Affen, Mensch) mehr oder weniger zu verkümmern. Diese Rückbildung hängt wohl zusammen mit der stärkeren Entwicklung der Geschmacksorgane und der Art der Nahrungsverarbeitung (s. darüber am Schluß).

Das Riechepithel tritt histologisch in zwei Formen auf, als kontinuierliches Epithel und als diskontuierliche Sinnesknospen. Im ersteren Fall bilden Sinneszellen und Stützzellen ein gleichmäßiges sensibles einschichtiges Epithel, im zweiten Fall drängen sich die Sinnes- und Stützzellen auf sog. Knospen (**293**) zusammen, und zwischen ihnen befinden sich indifferente ein- oder mehrschichtige Epithelstrecken. Die Cyclostomen, Selachier und viele physostome Knochenfische haben ein kontinuierliches Riechepithel, so daß wir diesen Zustand für den ursprünglichen halten. Dieser hat sich bei den Ganoiden, vielen Physoclisten und niederen Urodelen zu den Sinnesknospen weiterentwickelt. Es tritt aber nun das Merkwürdige ein, daß bei höheren Urodelen, den Anuren und allen Amnioten die Sinnesknospen sich so sehr ausgebreitet haben, daß die indifferenten Zwischenstrecken verdrängt wurden, so daß auf der höchsten Stufe wieder ein gleichmäßiges Epithel angetroffen wird, welches sich von dem Ausgangsstadium äußerlich nicht unterscheidet. Die Ontogenie spricht für die Richtigkeit dieser Auffassung, denn *Trigla* und *Belone* haben in der Jugend ein kontinuierliches Epithel, später Sinnesknospen; umgekehrt hat die jugendliche *Salamandra* Knospen und im Alter eine gleichmäßige Riechschleimhaut.

I. Acrania.

Die unpaare Kopfgrube (sog. KÖLLIKERsche Geruchsgrube) liegt etwas nach links verschoben über dem Vorderende der Gehirnblase (I, **480** *ol*; **485** F), an der Stelle, wo das Nervenrohr in der Jugend durch den Neuroporus ausmündet. Wahrscheinlich ist bei der pelagischen und primitiver gebauten Larve (*Amphioxides*-Stadium) diese Verbindung zwischen Grube und Ventrikel dauernd offen, während sie sich bei *Amphioxus* später schließt. Die Grube wird von Flimmerepithel ausgekleidet, und die Zellen in der Tiefe derselben setzen sich nach KOHL und EDINGER durch Nervenfasern bis zu einer konischen Erhebung



des Gehirns fort, was von FRANZ bestritten wird. Aus dem Fehlen einer Innervierung kann man schließen, daß es sich um ein nichtfunktionierendes Organ handelt, wobei nichts dafür spricht, daß es sich um das Rudiment einer Geruchsgrube handelt. Die asymmetrische Lage ist eine Folge des medianen Flossensaumes, welcher die Grube zur Seite drückt. Sie fehlt bei *Asymmetron cultellus* und *lucayanum*, während *A. bassanum* sie besitzt. Man kann also nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse gar nicht behaupten, daß der *Amphioxus* monorhin sei; eher ist er arhin, denn nichts beweist, daß er überhaupt riechen kann. Daß er seine Nahrung wittert, ist von vornherein unwahrscheinlich, da er diese wahllos in den Mund strudelt und sie vermutlich mit den Sinnesknospen des Velums und der hinteren Cirren prüft, also schmeckt. Die Prüfung des Atemwassers kann durch die Sinnesknospen der äußeren Cirren und durch die allgemeine Hautsensibilität des Rostrums erfolgen. Die Haut des *Amphioxus* ist für chemische Reize der verschiedensten Art empfänglich, und zwar das Kopfende mehr als die nach hinten liegenden Regionen. Durch Entfernung des Rostrums und der Kopfgrube wird die Reizbarkeit durch eine dünne Lösung von Salpetersäure nicht herabgesetzt. Die morphologische Deutung der Kopfgrube ist ebenfalls ganz unsicher. Für eine Zurückführung auf die paarigen Kopfgruben der Turbellarien (vgl. S. 259) spricht die Angabe EDINGERS, daß zuweilen auf der rechten Seite des Kopfes eine ähnliche, aber seichtere Grube auftritt, die sich ebenfalls nicht mit dem Gehirn verbindet. Sollte diese Angabe richtig sein, so könnte man annehmen, daß ursprünglich paarige Kopfgruben vorhanden waren und in Anpassung an das Leben im Sande die eine sich fast immer ganz rückbildete, während die andere rudimentär wurde. Jene Angabe ist aber nie wieder bestätigt worden. Ich halte nach allem jene Grube für einen bedeutungslosen Rest des Neuroporus. HATSCHEK hat eine Flimmergrube am Dach der Mundhöhle (I, **485** S) und am vordersten Teil des Räderorgans als Geschmacks- oder Geruchsorgan gedeutet. Es hat sich aber herausgestellt, daß sie drüsiger Natur ist. Nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen besitzt also der *Amphioxus* keine eigentlichen Geruchsorgane, sondern nur eine Hautempfindlichkeit für chemische Reize.

II. Cyclostomi.

Bei den Rundmäulern erscheint die Nase unpaar und besteht aus drei Teilen: einem Eingangsrohr, welches mit einer Oeffnung (**271** *no*) in der Mediane des Kopfes ausmündet, einem Riechsack und einem Nasengaumengang (*po*), welcher bei den Petromyzonten blind endigt, während er bei den Myxinoiden (**276** *hs*) sich in den Schlund öffnet. Der Riechsack wird von zwei Olfactorii versorgt und zerfällt durch ein medianes Septum in zwei Hälften, so daß die Frage berechtigt ist, ob hier von einer Monorhinie gesprochen werden kann. Ontogenetisch entsteht das Organ aus einer unpaaren Anlage, einer Platte von Ectodermzellen (Plakode), welche sich zu einer Grube (**277** A, *RO*) einstülpt und später durch eine dorsale Scheidewand in eine linke und eine rechte Hälfte zerfällt (**272**). Die Plakode liegt bei *Petromyzon* ungefähr an der Verschlußstelle des Neuroporus, bei *Bdellostoma* weiter ventral. Es ist wohl sicher, daß die jugendliche Monorhinie nichts zu tun hat mit der KÖLLIKERschen Grube des *Amphioxus*, sondern un-



abhängig von ihr aus einer sekundären Verschmelzung ursprünglich paariger Organe hervorgegangen ist. Da ich die Praechordata (s. Stammbaum I, S. 488) von einer turbellarienartigen Stammform ableite, so ist anzunehmen, daß sie wie die Anneliden zwei flimmernde Riechgruben besaßen. Bei denjenigen Nachkommen, welche Strudelorganismen

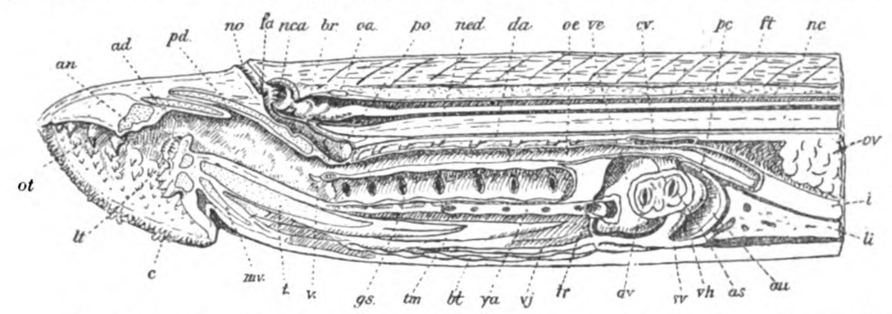


Fig. 271. Längsschnitt durch die Vorderregion von *Petromyzon marinus* nach GOODRICH. *ad* vorderer Dorsalknorpel, *an* Ringknorpel, *as* Oeffnung zwischen Sinus venosus und Atrium, *au* Atrium, *av* Atrioventricularöffnung, *bb* Kiemenkorb, *br* Gehirn, *c* Mundcirrhen, *cv* Oeffnung der Vena cardinalis in den Sinus venosus, *da* Aorta, *fa* Falte, *ft* Fettgewebe, *gs* Kiemenspalte, *i* Darm mit Spiralfalte, *li* Leber, *lt* Zungenzähne, *mv* mittlerer Ventralknorpel, *nc* Chorda, *nca* Nasenkapsel, *ned* Rückenmark, *no* Nasenöffnung, *oa* Occipitalknorpel, *oe* Schlund, *ot* Hornzähne, *ov* Ovar, *pc* Pericard, *pd* hinterer Dorsalknorpel, *po* Nasengaumengang (Hypophyse), *sv* Sinus venosus, *t* Zungenknorpel, *tm* Zungenmuskel, *tr* Bulbus arteriosus mit Klappe, *v* Velartentakeln, *va* ventrale Aorta, *ve* Ventrikel, *vh* Vena hepatica, *vj* Vena jugularis. Knorpel punktiert.

wurden (Tunicaten, *Amphioxus*), bildeten sie sich zurück. Sie erhielten sich aber bei den Prächranioten, welche ihre Nahrung mit Hilfe der Riech- und Sehorgane aufsuchten. In der Ontogenie der Cyclostomen treten vor der Mundbucht (**277** A) zwei dorsalwärts gerichtete Ectodermeinstülpungen auf, die sich sekundär mit einer gemeinsamen Oeffnung vereinigen. Die vordere liefert den Nasensack und ist längere Zeit unpaar; später wächst sie nach beiden Seiten aus und bildet ein medianes Septum. Die hintere Einstülpung entspricht dem Hypophysenkanal der übrigen Wirbeltiere, denn von ihrem Hinterende schnürt sich drüsiges Gewebe ab, welches sich dem Boden des Infundibulums anlegt (vgl. I, S. 514). Indem beide Divertikel mehr nach innen rücken, wächst ihre gemeinsame Oeffnung zu dem Eingangsrohr aus, das bei *Myxine* (**276** *nac*) besonders lang wird. Die ventrale Lage der Nasenanlage halte ich für primitiv, weil diese Organe bei den Haien ventral liegen, und ihre Anlagen bei Knochenfischen (**284** C, *a*) und *Ceratodus* dieselbe Lage haben. Für *Acanthias*-Embryonen wird eine dorsale Lage der Nasensäckchen angegeben, die später zu einer ventralen wird. Ich bezweifle die Richtigkeit der Deutung. Wegen der Scheitelbeuge ist es schwer, eine sichere Grenzlinie zwischen Rücken und Bauch zu ziehen. Embryonen von *Scyllium* und von *Spinax* (2 mm) zeigen sie deutlich ventral vom Auge. Die Prüfung des durch den Mund ein-



Fig. 272. Geruchsorgan einer *Ammocoetes*-Larve von ca. 4 cm Länge. Die Grenze des Riechepithels ist punktiert. Nach LUBOSCH.

gesogenen Atemwassers macht eine ventrale Lage vor demselben von vornherein wahrscheinlich. Die nur bei *Cyclostomen* vorkommende Verbindung von Nase und Hypophyse ist die Ursache, warum das Geruchsorgan derselben äußerlich unpaar erscheint. Es folgt daraus weiter, daß die innere Nasenöffnung von *Myxine* nicht der Choane der höheren Wirbeltiere morphologisch gleichwertig ist, sondern eine Neubildung am distalen Ende des Hypophysenkanals darstellt. Diese Vereinigung von Nase und Hypophyse beruhte wohl nicht auf einem funktionellen Zusammenarbeiten, sondern auf der Vergrößerung der Oberlippe bei der Entwicklung des Saugmundes infolge der halbparasitischen Lebensweise. Diese Vergrößerung drängte beide Organe zusammen und gleichzeitig dorsalwärts, wie die Ontogenie deutlich erkennen läßt. In **277** A liegen die beiden Anlagen noch weit von einander. Die beiden ursprünglichen Geruchsorgane mußten erst sich vereinigen, ehe sie mit der Hypophyse verwuchsen. Die Vermutung liegt nahe, daß diese Monorhinie ebenfalls durch den Saugmund veranlaßt wurde; indem der ursprüngliche quere Mundspalt kreisförmig auswuchs, drängte er beide Geruchsgruben nach vorn und innen zusammen. Die Monorhinie ist also bei den Cyclostomen eine sekundäre Erscheinung, eine Folge des Parasitismus.



Fig. **273.** Querschnitt durch das Geruchsorgan einer *Ammocoetes*-Larve von 15 cm Länge. Das dunkle Epithel ist indifferent und geschichtet, das helle ist das Riechepithel. Nach Lubosch.

Bei *Petromyzon* verwächst das Septum später streckenweise mit dem Boden, und es schnüren sich von ihm Falten ab, welche allmählich auf die Außenwand jeder Sackhälfte hinüberwandern (**273**). So erklärt es sich, daß dasselbe indifferente geschichtete Epithel, welches das Septum am distalen Ende bedeckt, auch auf der Innenkante dieser Falten beobachtet wird, während es sich an den Seitenflächen und am Boden der Taschen zu einem hohen Riechepithel entwickelt. Diese Taschen schnüren an ihrem nach außen gekehrten Grunde vielfach follikelartige Bläschen ab (**274**), welche zuweilen mit schwärzlichen Massen gefüllt sind. Es sind wahrscheinlich rudimentäre Bildungen, jedenfalls keine funktionierenden Drüsen. Beide Riechsäcke werden von einer Knorpelkapsel (**271** *nca*) umgeben. Wo sie sich in das Eingangsrohr öffnen, erhebt

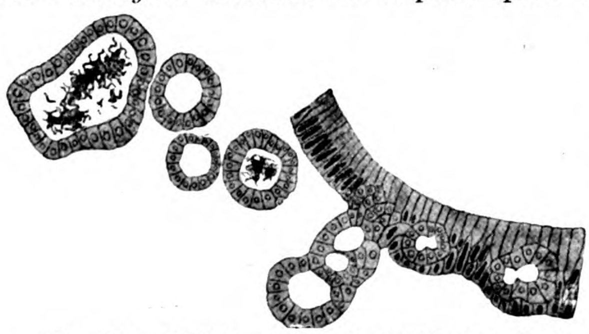


Fig. **274.** Follikel am Grunde der Taschen in den Nasensäcken von *Petromyzon* nach Lubosch.

sich vom Boden eine hohe Falte (*fa*), welche Schmutzteilchen von der sensiblen Schleimhaut fernhält. Der Nasengaumengang erweitert sich hinten sackartig und funktioniert als Pipette, indem er durch die Kiemenkorbmuskulatur abwechselnd aufgebläht und zusammengepreßt wird und dadurch das Wasser einsaugt bzw. auspreßt. In dem gleichmäßigen, nicht zu Knospen angeordneten Riechepithel (**275**) finden sich distale primäre Sinneszellen und gewöhnliche Stützzellen. Beide tragen Cilien. Dieses einheitliche Riechepithel kann als ein Erbteil der wurmartigen Vorfahren angesehen werden.

Bei den Myxinoiden (*Myxine, Bdellostoma*) liegt die Nasenöffnung (**276**) ganz vorn an der Spitze der Schnauze, und der Zuleitungsgang (*nac*) verläuft horizontal und wird von Knorpelringen gestützt. Eine ventrale Falte an seinem Hinterende fehlt. Die Riechsäcke verhalten sich ganz ähnlich wie bei *Petromyzon*. Der Nasengaumengang (*hs*) mündet mit weiter, durch eine Klappe verschließbarer Oeffnung in die Rachenhöhle dicht vor dem Velum (*v*) und leitet das Atemwasser zu den Kiemen, was als ein im Vergleich mit den Neunaugen funktionell höherer Zustand anzusehen ist.

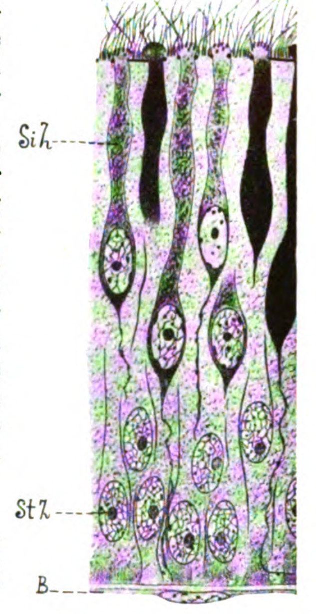


Fig. 275. Riechschleimhaut von *Petromyzon fluviatilis* nach BALLOWITZ, etwas verändert. *Siz* Sinneszellen, *Stz* Stützzellen (gewöhnliche Epithelzellen), *B* Wandung der subepithelialen Bluträume.

III. Selachii.

Ein anscheinend monorhiner Zustand kommt beim Embryo von *Spinax* (ebenso bei *Polypterus*) darin zum Ausdruck, daß die erste Anlage des Geruchsorgans eine unpaare Plakode ist, die aber sehr bald auf jeder Seite sich zu einer Grube einsenkt. Das Epithel zwischen

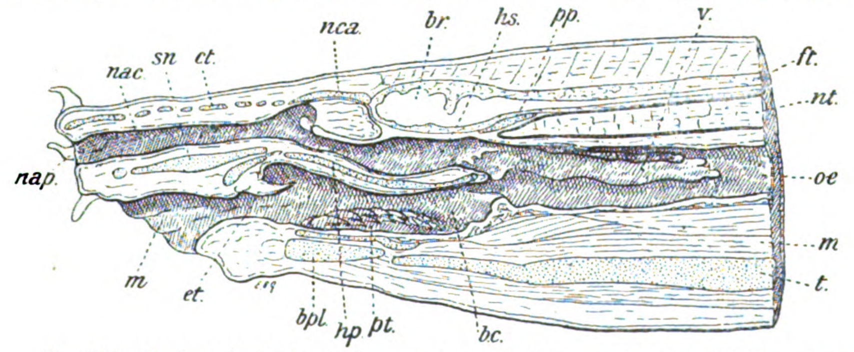


Fig. 276. Medianschnitt durch den Kopf von *Bdellostoma forsteri* nach GOODRICH. *bc* Mundhöhle, *bpl* Basalplatte der Zunge, *br* Gehirn, *ct* Ringknorpel des Nasengangs, *et* medianer Hornzahn, *ft* Fettgewebe, *hp* Knorpelplatte unter *hs* Nasengaumengang, *m* Mund, *nac* Nasengang, *nap* Nasenloch, *nca* Nasenknorpelkapsel, *nt* Chorda, *oe* Oesophagus, *pp* Parachordalknorpel, *pt* Hornzähne, *sn*, *t* Knorpel, *v* Velum. Die Knorpelstücke sind punktiert.

beiden Riechgruben wird flach, und beide Organe werden dadurch selbständig. Es kann sich in diesem Falle wohl nur um eine äußerliche Aneinanderlagerung der beiden Anlagen handeln, denn bei anderen Arten (*Acanthias*) treten beide Gruben von vornherein voneinander getrennt auf. Nach der eben entwickelten Auffassung ist die Monorhinie der Cyclostomen nichts Ursprüngliches, und wir haben keinen Anlaß, sie den Präcranioten oder gar den Präselachiern (vgl. I, S. 573) zuzuschrei-

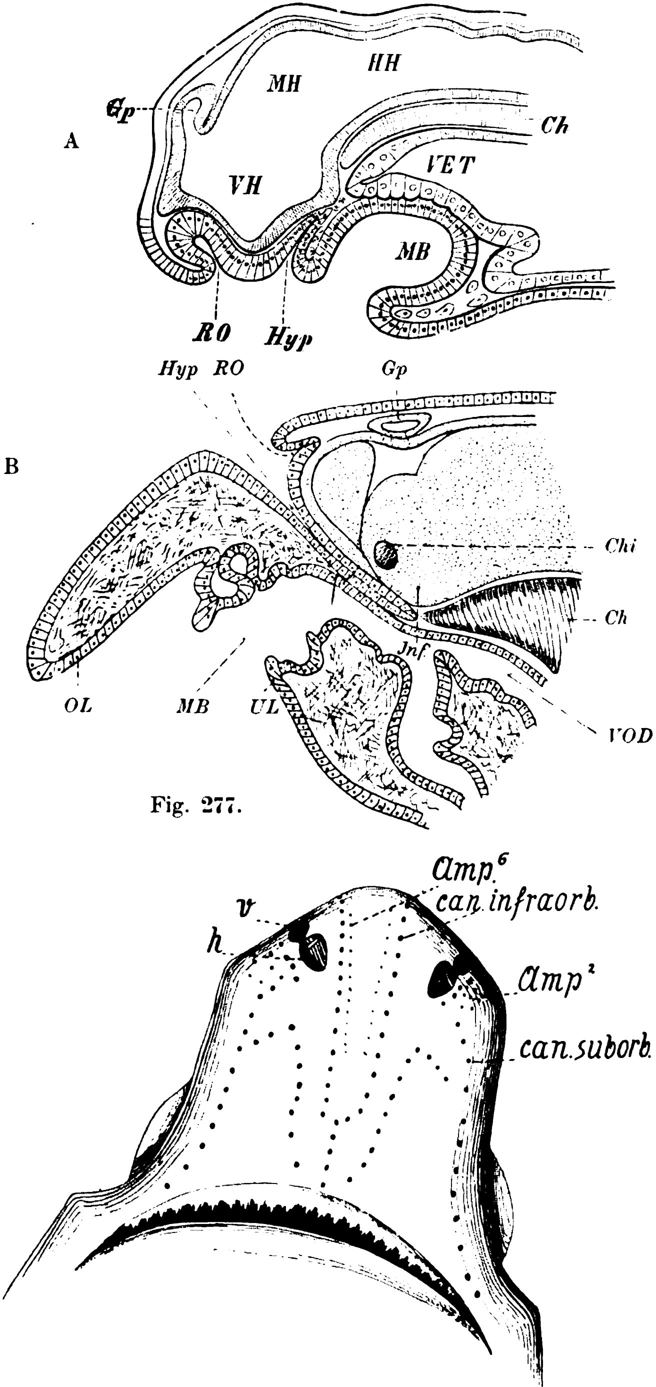


Fig. 277.

Fig. 278.

Fig. 277. Medianschnitt durch die Mundbucht (*MB*) der Larve von *Petromyzon planeri* nach v. KUPFFER und DOHRN. **A** Erste Anlage der Riechgrube (*RO*) und der Hypophyse (*Hyp*) vor der Mundbucht (*MB*). **B** Die Hypophyse (*Hyp*) hat sich infolge der sehr starken Entwicklung der Oberlippe (*OL*) dorsalwärts aufgebogen und nimmt den Riechsack (*RO*) auf. *Gp* Glandula pinealis, *Chi* Chiasma, *Inf* Infundibulum, *UL* Unterlippe, *VOD* Vorderdarm, *Ch* Chorda, *VET* vordere Entodermtasche, *VH*, *MH*, *HH* Vorder-, Mittel-, Hinterhirn.

Fig. 278. Kopf von *Spinax niger* von unten. Orig. *amp²*, *amp⁶* LORENZINIsche Ampullen (vgl. **63**), *can. infraorb.*, *can. suborb.* Infraorbital-, Suborbitalkanal der Seitenlinie, *h*, *v* hintere, vordere Oeffnung der Riechgrube.

ben. Die Riechgruben finden sich bei den Haien und Rochen auf der Unterseite der Schnauze, was mit dem unterständigen Maul zusammenhängt. Bei dem japanischen Tiefseehai, *Chlamydoselachus anguineus,* welcher ein vorderständiges Maul besitzt, liegen sie auf der Dorsalseite dicht über der Oberlippe, haben sich also, wie bei Knochenfischen, mit der Wanderung des Mauls verschoben. Bezüglich ihrer Entfernung vom Munde kann man drei verschiedene Gruppen unter-

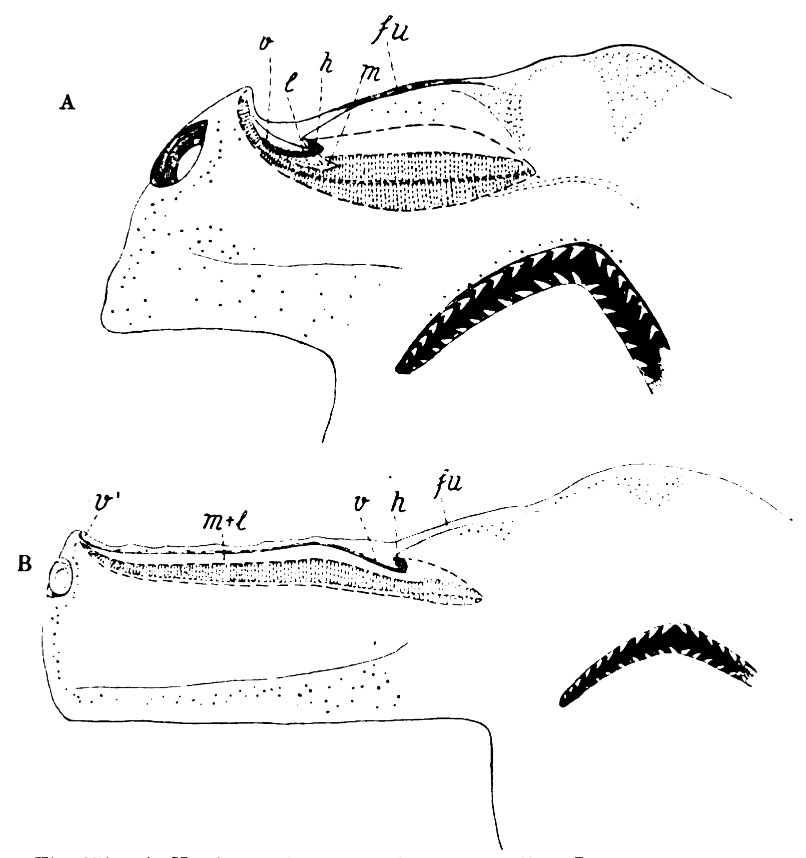


Fig. 279. **A** Kopf von *Sphyrna* (*Zygaena*) *malleus* L. von unten, 1/2 nat. Gr. *v* Einströmungsöffnung der Nase, *h* Ausströmungsöffnung, *fu* Furche am Kopf, *l* und *m* lateraler und medialer Lappen. Die inneren Teile des Organs sind mit Strichkonturen eingezeichnet. **B** Kopf von *Sphyrna blochii* Cuv. von unten, 1/2 nat. Gr. *v, v'* Eingangsspalte der Nase, welche nach innen von den Lappen *m* und *l*, die beide gleich groß sind und von denen nur einer eingezeichnet wurde, eingefaßt wird. Diese Falten verlängern sich nach innen in einen Zipfel. *h* Ausströmungsöffnung, *fu* Furche. Orig.

scheiden. Als primitiv kann die Lage weit vor dem Munde angesehen werden, wie sie bei *Pristiophorus, Laemargus, Carcharias, Acanthias, Spinax* (**278**) und unter den rochenähnlichen Formen bei *Rhynchobatus* beobachtet wird. Auch der Hammerhai, *Sphyrna* (*Zygaena*) *malleus* (**279** A), gehört hierher, dessen schlitzförmige Nasenöffnung dicht vor dem Auge der Vorderkante des Kopfes angelagert ist. Die Größe der Riechgrube, welche fast ganz geschlossen ist und nur eine kleine Ein-

gangsöffnung hat, beweist, daß die absonderliche Kopfform auf der bedeutenden Entwicklung des Geruchsorgans beruht. Bei *Sphyrna blochii* Cuv. (**279** B) hat sich mit der Verlängerung des Kopflappens die Nasengrube vergrößert und einen langen, schlitzförmigen Eingang (von

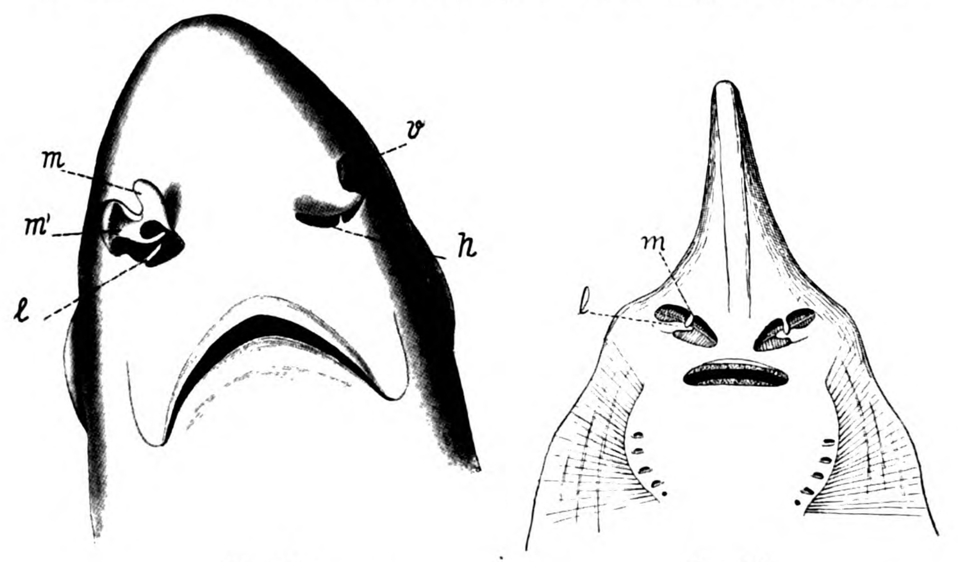


Fig. 280. Fig. 281.

Fig. 280. Kopf von *Mustelus laevis* von unten. Orig. Bezeichnungen wie bei 279.

Fig. 281. Kopf von *Rhinobatus granulatus* von unten (Photographie eines getrockneten Exemplars). Orig. Bezeichnungen wie bei 279.

h bis *v*) erhalten. Bei einer zweiten Gruppe haben sich die Nasengruben gegen den Mund zu verschoben, bleiben aber von ihnen getrennt und unabhängig: *Pristis, Mustelus* (**280**), *Rhinobatus* (**281**). Bei

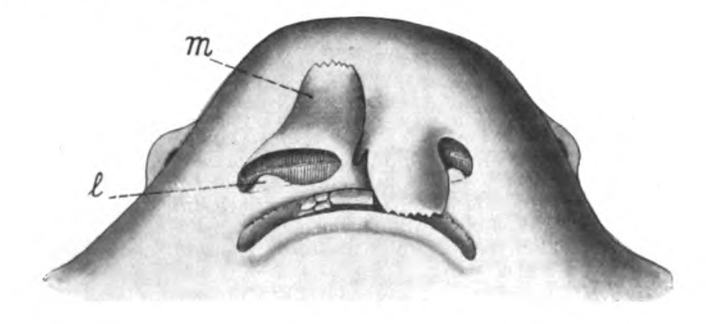


Fig. 282. Kopf von *Myliobatis aquila* von unten. Orig. Bezeichnungen wie bei 279.

einer dritten Gruppe sind die Nasengruben bis an den Mund gerückt, und durch eine überhängende Falte (**282** *m*) wird das Wasser aus der Nase zum Mund geleitet: *Scyllium, Cestracion* und die meisten Rochen.



Das Geruchsorgan wird dadurch in Beziehung zur Mundhöhle gebracht, indem das eingesogene Atemwasser zunächst die Nase durchströmt. Zum Verständnis dieser Bildung sei auf folgendes hingewiesen. Der ovale oder schlitzförmige Naseneingang ist meist schräg zur Körpermediane (**278**) oder quer (**279**, **282**) gestellt, so daß man einen vorderen medialen und einen hinteren lateralen Rand unterscheiden kann. Beide verlängern sich in eine von Knorpel gestützte Falte, welche sich so gegenüberliegen, daß die größere mediale Falte die kleinere laterale mehr oder weniger zudeckt. Es entsteht dadurch eine unvollkommene Scheidewand, und das Nasenloch zerfällt in eine vordere äußere Oeffnung (*v*) zum Einströmen des Wassers und eine hintere innere (*h*) zum Ausströmen. Diese Falten oder „Nasenfortsätze" spielen auch bei den höheren Wirbeltierklassen eine wichtige Rolle. Bei den Haien sind sie anfangs nur klein (**278**, **281**), so daß beide Oeffnungen weit offenstehen. Allmählich aber wird die mediale Falte immer größer und bedeckt die hintere bzw. mediale Oeffnung, so daß nur die vordere freibleibt. Bei *Mustelus* (**280**) besteht die mediale Falte aus einem äußeren Lappen (*m*) und einem inneren (*m'*), während die hintere laterale Falte (*l*) verhältnismäßig klein ist. Bei den Arten der dritten Gruppe ist die mediale Falte so groß, daß sie bis über die Mundöffnung herüberhängt. Das Atemwasser muß daher ganz oder teilweise die Nase durchströmen, die Respiration ist also wie bei den Landwirbeltieren in den Dienst des Witterns der Nahrung getreten. Daneben dient jene Falte zum Schutz der Riechfalten und ist daher besonders ausgebildet bei den bodenbewohnenden Rochen. Steckt man Baumwolle in die Nasenlöcher eines Haies, so entstehen leicht Entzündungen, ein Beweis, daß sie empfindlich sind. Bei den verschiedenen Arten läßt sich die allmähliche Vervollkommnung dieser Einrichtung verfolgen. Bei *Myliobatis aquila* (**282**) legt sich die große mediale Falte einfach an die kleine laterale Falte an zur Bildung des Nasolabialkanals. Bei *Scyllium* greift die mediale in eine rinnenförmige Vertiefung der lateralen; dasselbe gilt für *Raja clavata* und den Stechrochen *Urolophus halleri*, bei welchen Arten aber noch eine tiefe Rinne hinzukommt, welche von der Nase zum äußeren Mundwinkel führt. Das Atemwasser durchfließt die Rinne und tritt dann in den Mund. Die Rinne durchbricht aber noch nicht wie bei *Chimaera* die Oberlippe. Eigenartig verhalten sich die Falten der Hammerhaie. Sie ragen zipfelförmig in die Nasengrube hinein (**279** A, B, *m* und *l*), legen sich aneinander und bilden so eine Scheidewand zwischen Ein- und Ausströmungsöffnung. Im Inneren der Nasengrube der Haie finden sich zwei Reihen von hohen Falten, welche mit Sinnesepithel überzogen sind. Sie stehen senkrecht auf einer glatten Leiste, welche mehr oder weniger quer zur Längsachse des Körpers verläuft, so daß man jene Reihen als eine vordere und eine hintere unterscheiden kann (**278**, **281**, **283**). Es ist nichts darüber bekannt, ob sie sich physiologisch verschieden verhalten. Der große Bulbus olfactorius (I, **513**, S. 529) legt sich dicht an die Riechgrube heran und zerfällt bei einigen Arten in zwei Portionen (I, **513** D). Haie sammeln sich oft in großer Zahl und überraschend schnell in der Nähe eines Kadavers, was für ihr Witterungsvermögen spricht. Man hat beobachtet, daß sie sogar gegen die Strömung in der Entfernung einer viertel Seemeile herankommen. Verstopft man beide Nasengruben mit Baumwolle, so verlieren sie die Witterung. Verstopft man nur die eine, so bewegen sie sich überwiegend im Kreise nach der Seite



des offenen Organs. *Mustelus canis* findet seine Nahrung fast nur, wenn nicht ausschließlich, durch die Nase.

Bei den **Holocephalen** (*Chimaera*) besteht ebenfalls eine Verbindung der Nasengruben mit der Mundöffnung, aber in anderer Art als bei den Haien und Rochen der oben erwähnten dritten Gruppe, was sich daraus erklärt, daß sie wahrscheinlich von paläozoischen Cestracioniden abstammen. Die beiden runden, senkrecht zur Bauchseite stehenden Nasenlöcher (**283** *nas*) liegen dicht nebeneinander in geringem Abstande vor der Mitte der Oberlippe; jede führt in einen Gang, welcher parallel dem Gaumen etwa 2 cm weit nach hinten führt und am Ende etwa ein Dutzend Falten (*f*) trägt. Die Ventralseite des Ganges öffnet sich durch einen Spalt in die Mundhöhle, welcher zuerst schlitzförmig (bei *a*), weiter nach hinten breiter und oval (bei *b*) wird. Diese Oeffnung *b* unterscheidet sich von der echten Choane der Vierfüßler dadurch, daß sie noch vor den Riechfalten liegt und die direkte Fortsetzung des äußeren Nasenlochs ist. Eine große Falte (*gr*) legt sich von außen etwas über das Nasenloch und die Oberlippe hinüber, wie auf der linken Seite der Fig. **283** dargestellt ist. Hebt man diese Falte auf (rechte Seite), so erblickt man eine kleine Falte (*kl*) an der Innenfläche der großen, wodurch eine Rinne (*c*) gebildet wird, welche vom Außenrand des Nasenlochs in die Mundhöhle führt. Diese ganze Bildung ist dadurch verschieden von derjenigen der Haie und Rochen, daß die Nasolabialrinne die Oberlippe durchbrochen hat, denn die kleine Falte (*kl*) ist ein abgetrennter Teil derselben. Die große Falte ist eine Neubildung, und die beiden Falten der Haie und Rochen fehlen. Beim Vorwärtsschwimmen wird das Wasser den Nasengang durchströmen und durch *b* in die Mundhöhle eintreten und mit dem Kiemenwasser abfließen. Beim Zerkleinern der Nahrung können Riechstoffe durch *a* und *b* an das Sinnesepithel herangebracht werden.

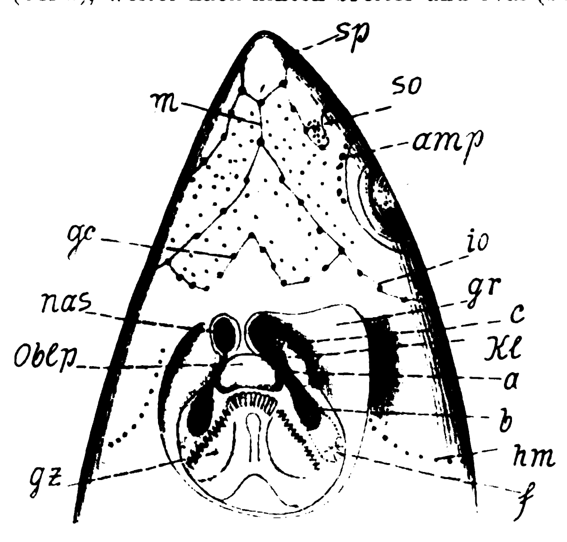
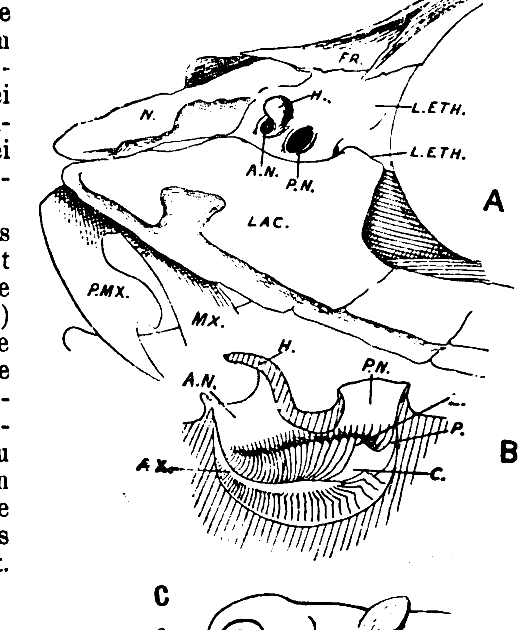


Fig. 283. Kopf von *Chimaera monstrosa* von unten. *a*, *c* Furchen, *b* Choane, *gr*, *Kl* große, kleine Falte, *gz* Gaumenzähne, *hm* Ausläufer des Hyomandibularkanals, *nas* Nasenloch. Der Hintergrund der Nasengrube mit den Riechfalten *f* ist punktiert eingetragen. *Oblp* Oberlippe, *so* Supra-, *io* Infraorbitalkanal. Orig.

IV. Teleostei.

Das Geruchsorgan der Knochenfische zeigt bei Embryonen zuerst die primitive ventrale Lage vor dem unterständigen Munde (**284** C, *a*). Indem dieser dann nach vorn rückt, drängt er die Riechgrube zur Seite

und dann zur Rückenfläche des Kopfes. Der mediale und der laterale Rand der rinnenförmigen Grube, welche den beiden Nasenfortsätzen der Haie homolog sind, wölben sich vor und verwachsen meist miteinander, und so entsteht zwischen Nasale, Lacrymale (= Orbitale I) und Palatinum (72) ein mit Sinnesfalten bedecktes und durch zwei Nasenlöcher nach außen mündendes Organ, das sich bei vielen Arten noch durch Ausstülpung accessorischer „Nasensäcke" kompliziert. Das vordere Nasenloch liegt meist über den Riechlamellen, welche sich zu einer ovalen (284 B) oder runden (288) Rosette gruppieren und je in eine Spitze (*L*) auslaufen. Der hintere Rand des vorderen Nasenloches erhebt sich häufig zu einer senkrechten, nach oben gerichteten Falte (*H*), welche beim Vorwärtsschwimmen das Wasser der Rosette zuleitet. Bei vielen Fischen, namentlich bei Aalen, Welsen, *Anableps*, *Ophiocephalus* ist das vordere Nasenloch zu einer Röhre ausgezogen. Das hintere Nasenloch liegt entweder in geringer Entfernung von dem vorderen oder ist nach hinten gegen das Auge zu gewandert. So liegt z. B. beim Aal die vordere Oeffnung als kurze Röhre an der Oberlippe, die hintere Oeffnung vor dem Auge. Bei *Gasterosteus* ist nur das vordere Nasenloch in Form einer Röhre vorhanden, das hintere fehlt. Bei *Solea* sind beide Löcher röhrenförmig. *Belone*, *Hemiramphus* und *Exocoetus* besitzen eine einfache offene Grube, aus deren Mitte sich ein pilzförmiger Zapfen mit Lamellen erhebt (285). Da die Seitenlinie sich bis in diese Grube fortsetzen kann, muß sie aus der äußeren Haut



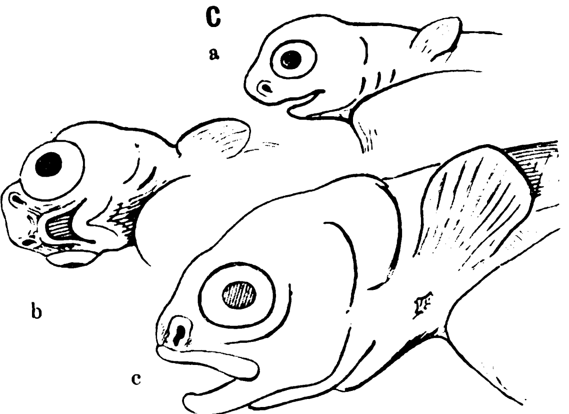


Fig. 284. Geruchsorgan von *Gadus aeglefinus* nach BURNE. **A** Lage desselben am Kopfe. **B** geöffnet. *N* Nasale, *FR* Frontale, *LAC* Lacrymale, *L.ETH* Ethmoidale laterale, *MX* Maxillare, *PMX* Praemaxillare, *AN*, *PN* vorderes, hinteres Nasenloch, *H* Lappen zwischen beiden, *AX* Achse der Riechlamellen, *L* deren Spitze, *C* deren zentraler, *P* deren peripherer Teil. **C** Köpfe junger Lachsembryonen nach HIS, $^{10}/_{1}$, um die Verschiebung der Nasenlöcher zu zeigen. a, b 12 bis 14, c 20 mm lang.

hervorgegangen sein, so daß der Zustand als eine sekundäre Vereinfachung anzusehen ist. Die Plectognathen zeigen recht verschiedene Verhältnisse. Manche Gattungen (*Balistes*, *Triacanthus*) besitzen wie gewöhnlich zwei Oeffnungen im Niveau der äußeren Haut

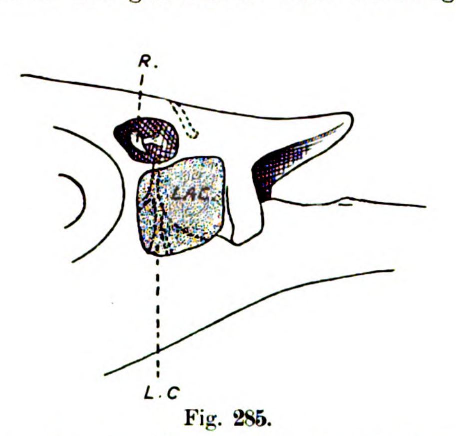


Fig. 285.

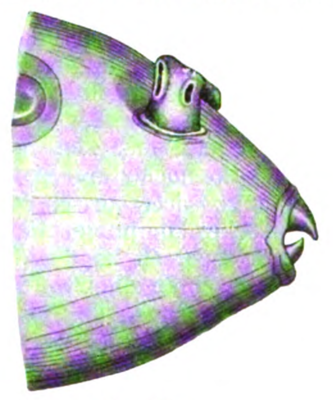


Fig. 286.

Fig. 285. Geruchsorgan von *Hemiramphus* nach Burne. *LAC* Lacrymale, *LC* Seitenlinie, *R* pilzförmiger Riechzapfen.
Fig. 286. Riechtentakel von *Diodon maculatus* nach Wiedersheim.

über jeder Nasengrube. Bei *Spheriodes* hat sich das ganze Organ zu einer Papille erhoben. Dies leitet über zu *Diodon* (**286**), dessen kurzer Nasententakel am distalen Ende von der röhrenförmigen Grube durchzogen wird, welche sich durch zwei senkrechte Oeffnungen, eine vordere kleinere und eine hintere größere, nach außen öffnet und auf ihrer Innenfläche niedrige Falten mit Sinneszellen trägt. Bei den meisten *Tetrodon*-Arten haben sich die beiden Oeffnungen vereinigt, so daß der Sockel in zwei flache Lappen ausläuft (**287**), auf deren Innenflächen die Sinneszellen in netzartig gruppierten Vertiefungen sitzen. Durch Rückbildung ist bei *Tropidichthys* das ganze Organ auf eine seichte Grube mit einer Oeffnung vereinfacht. Aehnlich wie *Diodon* trägt auch *Lophius* die Geruchsgrube mit beiden Oeffnungen auf der Spitze eines kleinen Tentakels.

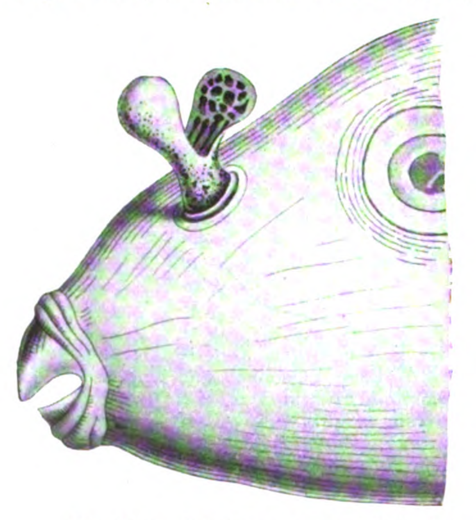


Fig. 287. Riechlappen von *Tetrodon hispidus* nach Wiedersheim.

Erweiterungen der Nasengrube, sog. Nasensäcke, fehlen noch bei vielen Knochenfischen (Aale, manche Welse, Cypriniden, *Esox*, *Scopelus*, *Gadus*, *Exocoetus*). Wo sie sich finden, treten sie in sehr verschiedener Größe und Form auf, entbehren aber stets eines sensibelen Epithels.

Bei den Acanthopteri kommt meist ein dorsaler, dem Ethmoid angelagerter Sack vor und ein ventraler lacrymaler (288). Der erstere wird durch die Bewegungen der Prämaxille, der letztere durch die Maxille zusammengedrückt und ausgedehnt, wodurch die Wasserdurchströmung unterstützt wird. Bei *Merlucius, Zeus* und Pleuronectiden produzieren die Säcke außerdem sehr viel Schleim. Bei *Cyclopterus* (288) ist der untere Sack außerordentlich groß und reicht bis an die Gaumenhaut. Wo Nasensäcke fehlen, strömt das Wasser beim Vorwärtsschwimmen in das vordere

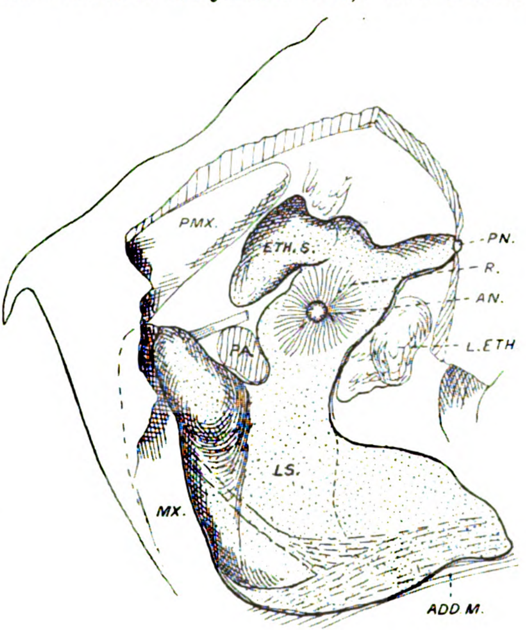


Fig. 288. Linkes Riechorgan von *Cyclopterus lumpus* nach Burne. *PMX* Prämaxillare, *MX* Maxillare, *PN* Palatinum, *L.ETH* Ethmoideum laterale, *AN*, *PN* vorderes, hinteres Nasenloch, *R* Riechlamellen, *ETH.S*, *L.S* ethmoidaler, lacrymaler Nasensack, *ADD.M* Adductor mandibulae.

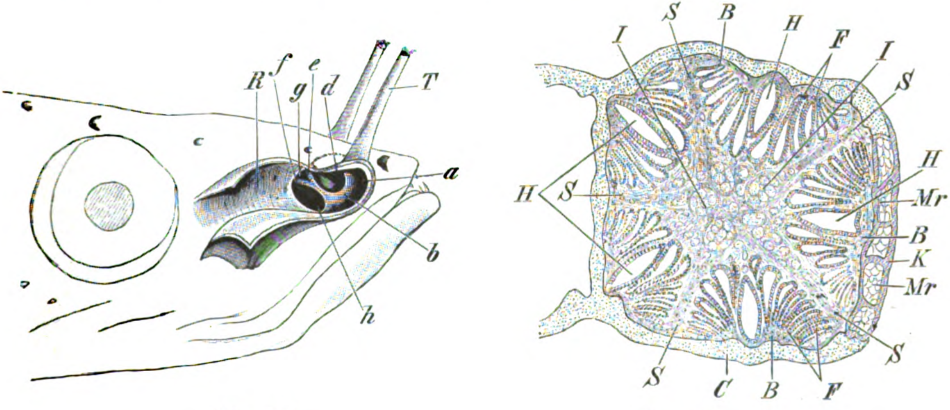


Fig. 289. Fig. 290.

Fig. 289. Kopf von *Polypterus bichir* mit aufgeschnittener Nasenvorhöhle. Diese besteht aus einer Rinne *R*, welche sich vor dem Auge unter einer halbmondförmigen Falte öffnet und nach vorn zu (bei *d*) durch den hohlen Tentakel *T* nach außen mündet. Bei *a* vorderer Blindsack der Vorhöhle. Die Membran *b* spaltet sich in die Lamelle *e* und *f*. *g* und *h* sind Löcher, welche in die eigentliche Nasengrube führen. Nach Waldschmidt. Vergr. $^3/_1$.

Fig. 290. Querschnitt durch den Riechsack von *Polypterus* nach Waldschmidt. *C* Knorpel, *K* Knochen, *Mr* Markraum, *S* Septum, *B* Bindegewebe, *H* und *F* Spalten, *I* Olfactoriusbündel.

Nasenloch hinein und durch das hintere aus. Beim Aal soll die Wasserzufuhr nur durch Flimmerepithel erfolgen.

Für einige Knochenfische (*Balistes, Spheroides, Amiurus*) ist durch Versuche gezeigt worden, daß sie die Nahrung aus einiger Entfernung zu wittern vermögen. Bei *Fundulus* spielt daneben das Auge bei der Nahrungssuche eine Rolle.

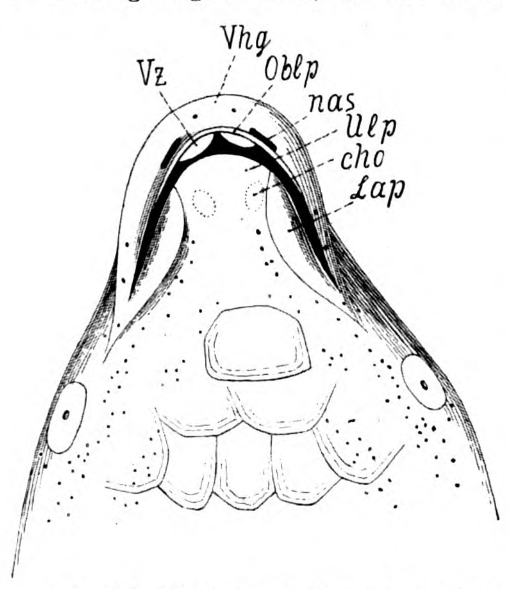


Fig. 291. Mund und Riechorgan von *Ceratodus forsteri*. *cho* Choane (durchschimmernd gedacht), *Lap* Lappen des Unterkiefers, *nas* Nasenöffnung, *Oblp* Oberlippe, *Ulp* Unterlippe, *Vhg* Vorhang, *Vz* Vomerzahn. Orig.

V. Das Geruchsorgan der **Ganoiden** zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei den Knochenfischen. Bei *Lepidosteus osseus* liegen die beiden Oeffnungen einer Grube an der Spitze der Schnauze. Auch bei *Acipenser* und *Polyodon* finden wir sie dicht beieinander, aber weit nach hinten, kurz vor dem Auge. Bei *Polypterus* (**289**) und *Amia* sind beide Nasenlöcher voneinander gerückt, und das vordere ist in eine Röhre ausgezogen. Bei ersterer Art besteht das Organ aus einer Vorhöhle und einem tiefer gelegenen Riechsack, welche durch fünf bindegewebige Septa (**290** *S*) in Abteilungen zerlegt wird, in denen fächerartig angeordnete Spalten horizontal nach hinten laufen. Sie öffnen sich nach vorn in die Vorhöhle und tragen in ihrem Epithel einzelne Geruchsknospen.

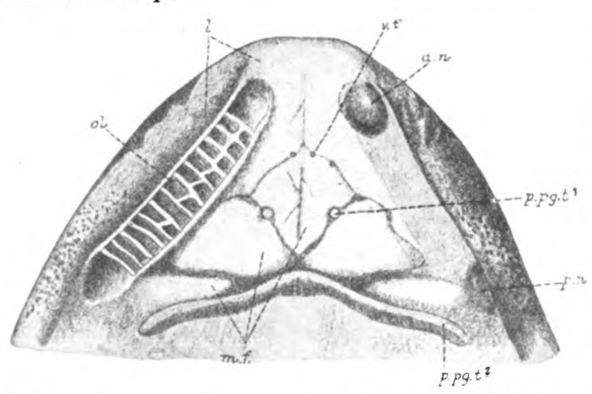


Fig. 292. Gaumen von *Protopterus* nach Parker. Die linke Nase ist geöffnet. *an, pn* vordere, hintere Nasenöffnung, *l* Oberlippe, *ol* Geruchsorgan, *mf* Schleimhautfalten, *ppgt*[1], *ppgt*[2] Palatopterygoidzähne, *vt* Vomerzahn

VI. Bei den **Dipnoi** finden wir sehr eigenartige Verhältnisse, welche sich aber an diejenigen von *Chimaera* anschließen. Es tritt uns hier zum erstenmal eine echte, in der Mundhöhle liegende Choane entgegen, was offenbar damit zusammenhängt, daß die Nase zeitweise die Luftatmung vermittelt. Bei *Ceratodus forsteri* (**291**) werden die äußeren Nasenlöcher (*nas*) überdeckt von einem sehr großen oberlippenartigen Vorhang (*Vhg*), welcher

als eine Falte der Kopfhaut anzusehen ist, denn er trägt deutlich Poren der Seitenlinien. Die eigentliche Oberlippe (*Oblp*) ist eine sehr schmale Falte zwischen den Nasenlöchern und Vomerzähnen. Das äußere Nasenloch führt in einen länglichen Sack, welcher an seinem Hinterende durch die Choane (*cho*) etwas vor und nach außen von dem großen Palatinalzahn ausmündet. Die Wand des Sackes trägt eine Längsfalte und jederseits etwas über 20 Querfalten. Solange der Fisch Wasser den Kiemen zuführt, wird ein Teil desselben durch die Nase geleitet werden. Ebenso wenn Luft in die als Lunge dienende Schwimmblase getrieben wird. Denkt man sich die großen Falten am Naseneingang von *Chimaera* (**283** *gr*) in der Mediane verwachsen, so entsteht daraus der Vorhang des *Ceratodus,* und durch Verwachsung der kleinen Falte von *Chimaera* (*kl*) mit der Oberlippe wird die Nasolabialrinne (*a*) zu einer Röhre mit einer hinteren Choanenöffnung. Die ganz verschiedene Lage der Riechfalten und die sonstigen Unterschiede zeigen aber, daß es sich hier nur um konvergente Aehnlichkeiten handelt. In der Ontogenie von *Ceratodus* tritt zuerst eine offene Nasolabialrinne auf, deren Ränder später verwachsen bis auf eine vordere und eine hintere Oeffnung. Derselbe Modus findet sich bei allen höherstehenden Wirbeltieren mit Ausnahme der Amphibien. Bei *Protopterus* (**292**) und Lepidosiren sind die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Ceratodus*; der Nasensack wird von einer gefensterten Knorpelkapsel umschlossen. Zahlreiche Querfalten ordnen sich im Innern senkrecht zu einer Längsfalte. Bei *Protopterus* liegen die Nares in der Mundhöhle, aber nach außen vom Oberkiefer, da eine Oberlippe fehlt.

VII. Histologie der Riechschleimhaut der Fische.

Sie enthält zwei Sorten von Zellen, gewöhnliche Epithelzellen (Stützzellen) und primäre Sinneszellen, deren basale Nervenfasern in den Olfactorius einmünden. Beide Zellsorten bilden ein hohes Cylinderepithel, dessen Kerne in sehr verschiedener Höhe liegen. Bei Cyclo-

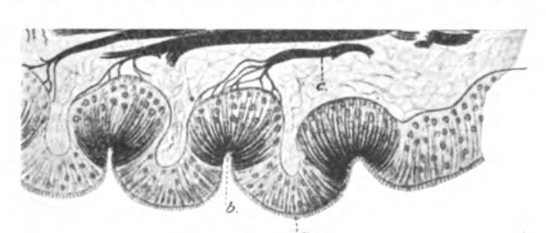


Fig. 293.

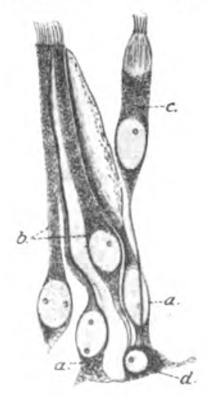


Fig. 294.

Fig. **293**. Längsschnitt durch eine Falte aus der Riechgrube des Störs nach Dogiel. *a* indifferentes Flimmerepithel, *b* Geruchsknospen.

Fig. **294**. Zellen aus einer Geruchsknospe des Störs nach Dogiel. *a* Stützzellen, *b*, *c* Sinneszellen, *d* Ersatzzellen.

stomen, Selachiern und manchen Physostomen liegt insofern ein einfacher, an die Würmer erinnernder Zustand vor, als sich Stützzellen und Sinneszellen gleichmäßig über die ganze Riechschleimhaut verteilen. Davon leitet sich ein höherer Zustand bei Ganoiden (**293**) und

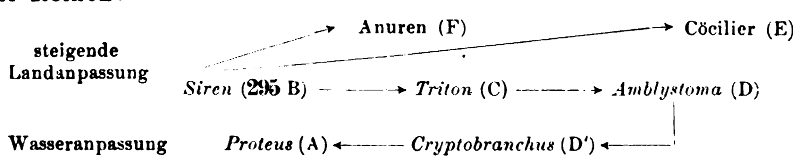
vielen Knochenfischen ab, bei denen diese beiden Zellen „Geruchsknospen“ (*b, b'*) bilden, welche abwechseln mit einem indifferenten einschichtigen Flimmerepithel (*a*). Dadurch wird eine kräftigere Durchspülung der Nasengrube bewirkt, welche kompensatorisch auftreten mußte, weil durch die dorsale Verlagerung der Einfluß des Mundes beim Einziehen des Atemwassers sehr verringert wurde. Fig. **294** zeigt die Zellen aus einer Geruchsknospe des Störs: bei *b* und *c* die Sinneszellen, welche am freien Ende Cilien tragen, bei *a* die Stützzellen mit oder ohne Cilien. Die kleine basale Zelle *d* ist wohl als Ersatzzelle einer Stützzelle anzusehen. Die Stützzellen können an der Basis gespalten sein. Bei dem Hecht laufen die Sinneszellen in einen Stift aus. Ontogenetisch entstehen die Knospen aus einem gleichmäßigen Sinnesepithel (*Belone, Trigla*) und deuten dadurch an, daß sie den höheren Zustand darstellen. Die Knospen enthalten primäre Sinneszellen und können daher nicht durch Umbildung der Endknospen der Haut (**53**), welche sekundäre haben, entstanden sein. Für *Protopterus* wird angegeben, daß die Riechzellen an manchen Stellen diffus, an anderen zu Knospen angeordnet sind, was vermuten läßt, daß sich hier der höhere Zustand der Knospen zu entwickeln beginnt.

VIII. Die Amphibien

besitzen ein zwar kurzes, aber wohlentwickeltes Geruchsorgan, welches durch eine innere Oeffnung (Choane) mit der Mundhöhle kommuniziert und sich zu einem großen, meist lateral gelegenen „Nebenraum“ (Nasengang) erweitert, welcher an einer begrenzten Stelle mit Riechepithel ausgekleidet ist. Diese Stelle erweist sich als erster Anfang des Jacobsonschen Organs, welches sich noch nicht, wie bei den meisten Reptilien, in die Mundhöhle öffnet. Nebenraum und Jacobsonsches Organ sind Landanpassungen: ersterer leitet den Exspirationsstrom nach außen und beriecht dabei mit jenem Organ die angebissene Nahrung. Die Choane der Amphibien entsteht ontogenetisch in etwas anderer Weise als bei den Dipnoi und den Sauropsiden. Bei diesen Gruppen setzt sich die Riechgrube in Gestalt einer Rinne bis in die Mundbucht fort. Indem nun die Ränder der Rinne sich zu einem „inneren und äußeren Nasenfortsatz“ (Peter) erheben und diese Fortsätze verwachsen, wird eine hintere Oeffnung, die Choane, gebildet, welche noch im Bereiche der ectodermalen Mundhöhle liegt. Die Cöcilier zeigen im wesentlichen dasselbe Verhalten. Bei den Urodelen und Anuren hingegen, und ähnlich auch bei den meisten Säugern, tritt keine Rinne auf, sondern die Riechgrube verlängert sich sackartig nach innen und bricht in den Anfang des entodermalen Darmabschnitts durch. Ich sehe hierin eine cänogenetische Veränderung und stimme daher Peter nicht bei, welcher wegen dieses geringfügigen Unterschiedes die Choane jener Amphibien als eine Neubildung ansieht. Die Cöcilier beweisen, daß die Amphibienchoane homolog derjenigen der Dipnoi ist, und damit können alle primären Choanen von den Lungenfischen bis zum Menschen als homolog gelten. Auf die sekundären der Amnioten gehen wir später ein. Mit dem Landleben hat das Geruchsorgan eine neue Aufgabe übernommen, nämlich die Zu- und Ausleitung der Atemluft. Diese Funktion scheint sogar die wichtigste zu sein, denn Versuche lehren, daß die auf dem Lande lebenden Amphibien ihre Nahrung mit dem Auge, nicht mit der Nase



finden; nur die Kaulquappen und die im Wasser lebenden Formen können ihre Nahrung auf einige Entfernung hin wittern, wobei sie aber nicht das Atemwasser durch die Nase leiten, denn dieses tritt direkt in die Mundhöhle ein. Das Geruchsorgan liegt zum Teil in einer Knorpelkapsel (**296**, **297**; Knorpel schraffiert), welche bei Perennibranchiaten noch gegittert und nicht mit dem Schädel verwachsen ist und dadurch an die Dipnoi erinnert, während sie bei den höheren Formen mehr oder weniger solide ist und sich fest in den Schädel einlagert. Zum Unterschied von den Fischen erhebt sich die Riechschleimhaut, abgesehen von gewissen Perennibranchiaten (**295** A) und Cryptobranchiden (D′), nie zu einem System von Falten, und im Gegensatz zu den Amnioten fehlen noch die Muscheln, wenn wir darunter Falten mit Knorpeleinlagerung verstehen. Das Verschwinden der zahlreichen Querlamellen der Fischnase ist eine Anpassung an das Landleben, denn diese würden in der Luft verkleben. Die äußeren Nasenlöcher (Nares) sind klein, verschließbar, liegen bei Urodelen ziemlich weit auseinander auf der Rückenseite des Schnauzenrandes; nur bei *Proteus* und *Necturus* ventral. Bei *Amphiuma* sind beide Oeffnungen groß und liegen dicht nebeneinander. Auch bei Anuren (**296**) haben sie sich einander genähert, und indem beide Nasenkapseln verschmelzen, entsteht zwischen den Riechorganen ein knorpeliges Septum (**297** *S*). In **295** habe ich die verschiedenen Formen, in denen uns das Geruchsorgan der Amphibien entgegentritt, in der Dorsalansicht schematisch dargestellt. In die große Mannigfaltigkeit der Zustände bringt nur die phyletische Betrachtungsweise Klarheit, wobei wir, wie bei den Gehörorganen (S. 184), anzunehmen haben, daß unter den Urodelen viele Formen durch Rückwanderung ins Wasser sekundär vereinfacht wurden. So ergeben sich zwei Reihen:



Natürlich kann die Wasserrückwanderung auch sehr jungen Datums sein und äußert sich dann noch nicht in diesen Organen; so bei *Siredon* und bei *Siren lacertina,* welche Art uns schon (S. 185) durch das Fehlen des Plectrums seine terrestrischen Vorfahren verriet. Bei dieser Art (B) ist eine ventromediale Ausstülpung, welche wir zum Unterschied von der eigentlichen Nasenhöhle als Nebenraum (in B mit Punktlinien angedeutet) bezeichnen wollen, hinzugekommen; die Ausstülpung wird von indifferentem Epithel ausgekleidet. Ihre laterale Hälfte breitet sich weiter nach vorn aus als die mediale. Nur am inneren und vielleicht auch am äußeren Seitenrande trägt sie ein Riechepithel, welches sich nicht wesentlich von dem der Nasenhöhle unterscheidet. Dieses Sinnesepithel und die auf der Innenseite zu ihnen gehörigen Drüsenschläuche (*Gl.jac*) zeigen, daß wir es hier mit dem ersten Auftreten eines Jacobsonschen Organs (Organon vomeronasale) zu tun haben. Nasenhöhle und Nebenraum hängen durch einen Spalt (*sp*) zusammen, welcher sich bis zur Choane fortsetzt. Erstere zeigt vorn noch einige Querfalten. Ein Tränenkanal ist nicht vorhanden, kam aber vermutlich den Vorfahren zu und hat sich Hand in Hand mit der Verkleinerung des Auges rückgebildet. Da bei allen Wirbeltieren das

Jacobsonsche Organ als mediale Ausstülpung auftritt und bei *Siren* diese Lagerung in der sensibelen Hälfte des Nebenraums beibehalten wird, stellen wir diese Gattung an die erste Stelle, obwohl sich der Nebenraum stärker abgeschnürt hat als bei den folgenden Stufen. Bei *Onychodactylus, Triton* (C) und *Salamandra* breitet sich der Nebenraum lateral von der Nasenhöhle aus und begleitet ihn fast in ganzer Länge. Er wird zwar angelegt bei den Salamandern als eine ventral- und medialwärts gerichtete Ausstülpung, später aber dreht sich das ganze

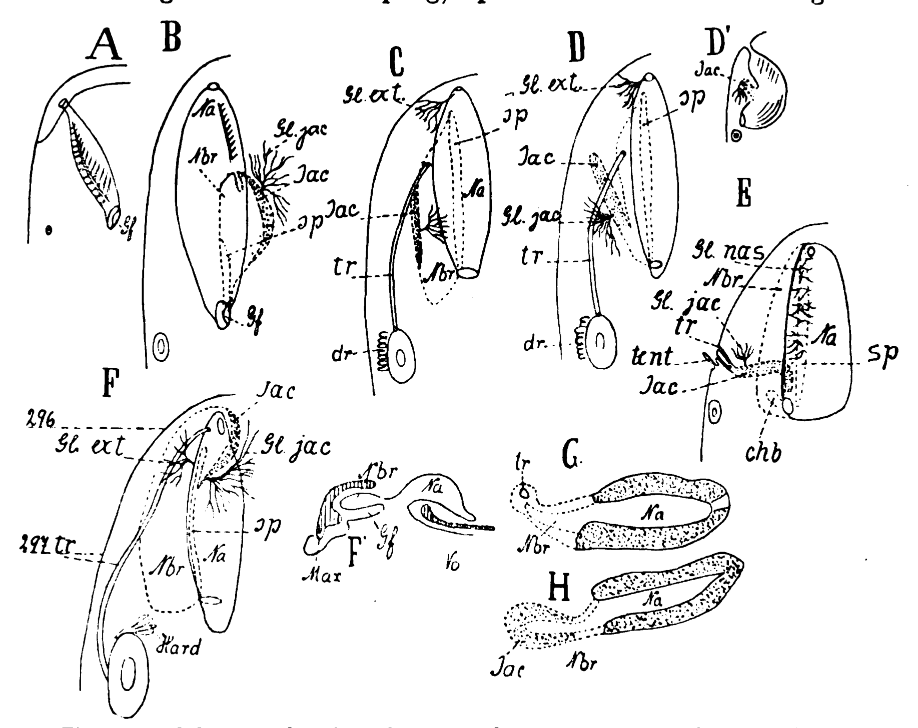


Fig. 295. Schemata des Geruchsorgans der Amphibien in der Dorsalansicht. F', G, H Querschnitte. Original, kombiniert nach Wilder, Seydel, Anton u.a. Die Nasenhöhle ist ausgezogen, der Nebenraum (*Nbr*) und das Jacobsonsche Organ (*Jac*) mit Strichlinien gezeichnet. Beide kommunizieren durch den Spalt *sp*. **A** *Proteus*. **B** *Siren*. **C** *Triton*. **D** *Amblystoma* (*Siredon*). **D'** *Menopoma*. **E** *Ichthyophis*, **F** *Rana*. **F'** Querschnitt durch die Choane von *Rana*, um die Entstehung der Gaumenfalte (*Gf*) aus dem Boden des Nebenraums zu zeigen; nach Gaupp. **G, H** Querschnitte durch die Nase von *Amblystoma opacum* nach Zuckerkandl. G liegt kopfwärts von H. Riechepithel punktiert, Nebenraum (*Nbr*) mit Punktlinien. *Na* Nasenraum, *chb* Choanen(schleim)beutel, *Gl.ext* äußere Nasendrüse, *Gl.jac* Jacobsonsche Drüse, *Gl.nas* Nasendrüse, *Max* Maxillare, *tent* Tentakel, *tr* Tränengang, *Vo* Vomer, *dr* Augendrüsen, *Hard* Hardersche Drüse.

Organ, so daß die Nebenhöhle nach außen verlagert wird (eine solche Drehung wird vermißt bei *Salamandrina perspicillata*). An ihrer Außenseite oder auch an der Ventralseite breitet sich das Jacobsonsche Riechepithel mit der zugehörigen Drüse aus. Als neue Elemente kommen hinzu eine in den äußeren Naseneingang mündende Drüse (*Gl.ext*) und ein vom vorderen Augenwinkel zu der Nebenhöhle ziehender Tränennasengang (*tr*). Es könnte merkwürdig erscheinen, daß das Sekret der Augendrüsen zur Nase abfließt, jedoch ist dies eine Folge

der Lagerungsverhältnisse. Der Tränengang entsteht aus der Rinne, welche bei der Verwachsung des Oberkiefers zurückbleibt und an deren dorsalem Ende das Auge liegt (**307**). Das Sekret muß also diese Bahn benutzen bei der gewöhnlichen Haltung des Tieres, und es wird in die Nase geflossen sein schon vor der Existenz eines Kanals. Dieser mag sich gebildet haben infolge des Reizes des abfließenden Sekrets auf die Haut der Rinne. Bei *Amblystoma opacum* (**295** G, H), *Siredon* (D) und *Spelerpes* sind die Verhältnisse ganz ähnlich, nur hat sich das Jacobsonsche Organ als ein selbständiger Schlauch von der Nebenhöhle abgeschnürt. Bei *Spelerpes* ist der Nebenraum mit dem Jacobsonschen Organ und der Einmündung des Tränengangs auf die choanale Region beschränkt.

Die Cryptobranchiden *Cryptobranchus, Menopoma* (D') und die mit ihnen verwandte Gattung *Amphiuma* schließen sich an unter der Annahme, daß eine verstärkte Rückanpassung an das Wasserleben das Jacobsonsche Organ erheblich verkleinert und ein Wiederauftreten von Falten bedingt hat. Der Nebenraum hat sich auf eine laterale Rinne mit indifferentem Epithel rückgebildet. Der Tränenkanal ist ganz verloren gegangen. Eine Glandula externa ist nur noch bei *Amphiuma* vorhanden. Die Falten, welche bei *Menopoma* besonders groß sind, tragen indifferentes (Flimmer-?)Epithel mit eingestreuten Riechknospen und im Bindegewebe viele Kapillaren, welche bis ins Epithel sich fortsetzen. Bei den Proteiden *Proteus* (A) und *Necturus* ist die Rückanpassung noch weiter gegangen, indem Nebenraum, Jacobsonsches Organ, äußere Drüse und Tränenkanal fehlen und die Falten sich sehr vergrößert haben. Damit ist wieder ein Zustand erreicht, der sich an die Dipnoi (**292**) anschließen ließe. Entgegen der Dolloschen Regel (I, S. 11) ist die Natur wieder ganz oder annähernd zum Ausgangsstadium zurückgekehrt. Selbst die Nares sind auf die Ventralseite der Schnauze gerückt. Die Rückbildung des Tränengangs mag dabei bedingt sein durch die Verkleinerung des Auges in trüben (*Necturus*) oder unterirdischen (*Proteus*) Gewässern. Der Nebenraum und damit das Jacobsonsche Organ verschwanden, weil die Lungenatmung hinter der Kiemen- und Hautatmung in den Hintergrund trat.

Unter den Cöciliern ist bei *Ichthyophis* (E) das embryonale Jacobsonsche Organ eine ventromediale Ausstülpung (ähnlich wie B), dann beginnt eine Drehung nach außen ähnlich wie in Fig. D. Noch später schnürt sich das Jacobsonsche Organ ab und verläuft in der Hauptsache quer (E). Eine besondere Eigentümlichkeit ist, daß der in zwei Tränenröhren gespaltene Tränengang vom lateralen Ende des Jacobsonschen Organs entspringt und dicht vor dem kleinen Tentakel an der Oberlippe ausmündet. Auf frühen Stadien läßt sich der Gang aber bis zum Auge verfolgen und wandert erst bei der Rückbildung des Auges nach vorn. Ich sehe in diesem merkwürdigen Verhalten keine Anpassung, sondern nur ein Beispiel der bei Rudimentationen so häufigen „Disharmonien der Teile“. Der Tränengang mündet meist in der Nähe des Vorderendes des Jacobsonschen Organs in den Nebenraum und konnte daher bei der Abspaltung dieses Organs leicht mit ihm verbunden bleiben. Es erhielt sich nur das Vorderende des Tränengangs bei der Verkleinerung des Auges und spaltete sich. Als weitere Besonderheiten treffen wir an der Choane eine drüsige Ausstülpung (Choanenbeutel, *chb*) an. Zahlreiche Drüsenschläuche (*Gl.nas*) münden in die Dorsalwand der Nasenhöhle ein und sind wohl als eine

vergrößerte äußere Drüse anzusehen. Eine andere Cöcilie, *Hypogeophis alternans* (älterer Embryo), verhält sich einfacher als *Ichthyophis,* indem der Nebenraum, der Choanenbeutel und der Tränengang fehlen. Das JACOBSONsche Organ mündet als großer dickwandiger Blindsack in den hinteren Abschnitt der Nasenhöhle.

Wie die Cöcilier, so müssen sich auch die Anuren frühzeitig als selbständiger Zweig abgespalten haben (vgl. den Stammbaum S. 307). Bei den Fröschen nämlich breitet sich der Nebenraum nicht nur seitlich, sondern auch in primitiver Lage als ein großer medialer Sack ventral von der vorderen Hälfte der Nasenhöhle aus und trägt hier das JACOBSONsche Riechepithel in einem medialen Divertikel. Die Querschnitte **296** und **297**, deren ungefähre Lage in Fig. F angedeutet ist, mögen die genaueren Verhältnisse veranschaulichen. Der erste geht durch den hinteren Teil des äußeren Nasenlochs, das durch eine schräg gestellte Falte (Plica obliqua, *Pl*) von innen verschlossen wird. Dazu kommt ein hier nicht sichtbares Knorpelstück am lateralen Rande der Oeffnung, welches durch den Zwischenkiefer nach innen

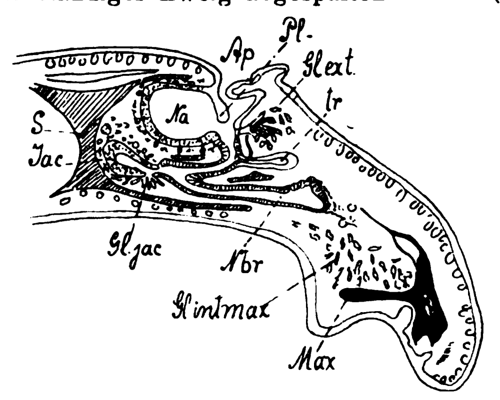


Fig. 296.

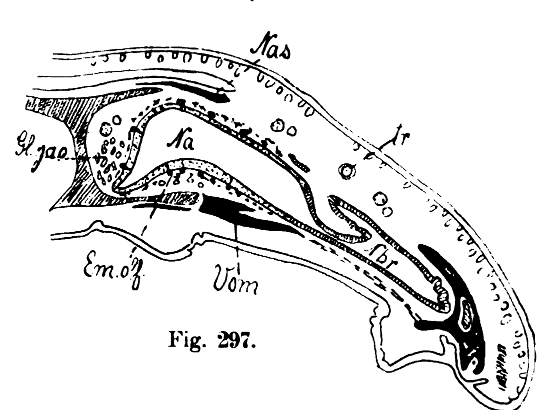


Fig. 297.

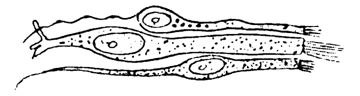


Fig. 298.

Fig. **296**, **297**. Querschnitte durch das Geruchsorgan von *Rana* nach GAUPP. **296** geht durch die äußere Nasenöffnung (*Ap*), **297** liegt etwas vor der Choane. Knorpel schraffiert, Knochen schwarz, Riechepithel in der Nasenhöhle (*Na*) und im JACOBSONschen Organ punktiert, indifferentes Epithel des Nebenraums (*Nbr*) gestrichelt. *Em.ol*, Eminentia olfactoria, *Gl.intmax* Glandula intermaxillaris. *Max* Maxillare, *Nas* Nasale, *Pl* Plica obliqua, *S* Septum der Nasenkapseln, *Vom* Vomer. Vergr. $^{14}/_{1}$.

Fig. **298**. Zwei Riechzellen von *Rana fusca* und zwischen ihnen eine Stützzelle, nach DOGIEL.

gedrückt werden kann. **297** ist ein Querschnitt etwas vor der Choane. Die Nasenhöhle (*Na*) kommuniziert durch eine spaltförmige Verengerung des Nebenraums (*Nbr* **296**, **297**) mit diesem. Wie aus dem Querschnitt F' verständlich wird, setzt sich der Boden des Nebenraums als Gaumenfalte (*Gf*) noch etwas hinter die Choane fort. Dieser Teil des Nebenraums wird auch als Gaumenrinne bezeichnet. Diese Bildungen finden sich schon bei manchen Salamandrinen. Sie spielen

bei der Entstehung des sekundären Gaumens der Amnioten eine große Rolle. Bei *Proteus* (A), *Necturus, Siren* (B) liegt die Gaumenfalte an der medialen Seite der Choane, weil der Nebenraum, wenn er überhaupt vorhanden ist (*Siren*), auf dieser Seite liegt. Man kann daraus schließen, daß *Proteus* und *Necturus* früher einen solchen Nebenraum gehabt haben, sonst würden sie nicht die mediale Gaumenfalte besitzen. Die Nasenhöhle der Anuren setzt sich als Blindsack noch über die Choane nach hinten fort; sie ist überall von Riechepithel bedeckt, welches hinten sich zu einer wulstförmigen Eminentia olfactoria (*Em.olf*) erhebt. Der Tränengang mündet in der Höhe des äußeren Nasenlochs in den medialen Abschnitt des Nebenraums (**295** *tr*) und entspringt an der tiefsten Stelle des Augenlids.

Die Nasenhöhle der Amphibien wird vom oberen Ast des Olfactorius versorgt und trägt fast überall ein hohes Riechepithel. Bei den Anuren ist es einschichtig mit drei Sorten Zellen, deren Kerne auf verschiedenen Höhen liegen: die Sinneszellen (**298**) tragen kurze Härchen und verschmälern sich unter dem Kern etwa in mittlerer Epithelhöhe zu einer Nervenfaser; die Stützzellen haben einen mehr basalen Kern und tragen Härchen, die viel länger sind als die der Sinneszellen; die kurzen Basalzellen sind wohl Ersatzzellen. In dem Bindegewebe nach außen vom Riechepithel liegen zahlreiche Melanophoren. Der Nebenraum hat ein einschichtiges Epithel mit Flimmer- und Schleimzellen, deren Kerne in verschiedenen Höhen liegen, und wird außen nicht von Pigment begleitet. Bei den ganz oder überwiegend im Wasser lebenden Arten (*Proteus, Triton, Cryptobranchus*) ist dieses Riechepithel anders beschaffen: die Sinneszellen sind wie bei den höheren Fischen beschränkt auf zahlreiche Sinnesknospen (vgl. **293**), zwischen denen sich indifferentes Epithel ausbreitet. Bei den Perennibranchiern fehlen die BOWMANschen Drüsen. Bei den übrigen Amphibien sind diese zelligen, schlauch- oder flaschenförmigen Glandulae olfactoriae überall vorhanden und erhalten das Riechepithel feucht. Sie sind in **296**, **297** angedeutet und fehlen im Nebenraum. *Salamandra* zeigt einen Uebergang bezüglich der sensibelen Elemente: in der Jugend deutliche Knospen, später ein einheitliches Riechepithel. Bei den Anuren ist das Riechepithel stets kontinuierlich, ohne Knospen, auch bei den Larven, und erhält sich von nun an in dieser Form bei allen Amnioten. Es repräsentiert den höheren Zustand, indem die Inseln von indifferenten Zellen zwischen den Sinneszellen fortgefallen sind und erscheint dadurch der Ausgangsform der ganzen Differenzierung, dem gleichmäßigen Sinnesepithel der Cyclostomen (**275**) und Selachier sehr ähnlich. Die phyletische Entwicklung ist hier also ebenfalls rückläufig: zuerst kontinuierliches Riechepithel (Cyclostomen, Selachier), dann Knospen (Teleosteer, Dipnoi, Urodelen), endlich wieder die kontinuierliche Form. In dem von einem ventralen Ast des Olfactorius versorgten JACOBSONschen Organ findet sich echtes Riechepithel, aber ohne Glandulae olfactoriae. Dafür besitzt es eine große, aus vielen Schläuchen zusammengesetzte JACOBSONsche Drüse (*Gl.jac*). Die Atemluft strömt bei der Inspiration wahrscheinlich überwiegend durch die Nasenhöhle und bei der Exspiration durch den Nebenraum, so daß das JACOBSONsche Organ vermutlich ein sekundäres Geruchsorgan ist, welches die in der Mundhöhle befindlichen Stoffe prüft, z. B. Insekten und Würmer mit riechenden und giftigen Sekreten. Da die Landamphibien nach allen kleinen Tieren schnappen, die sich vor ihnen be-

wegen, so werden sie manches Unzuträgliche zu sich nehmen und nachher wieder ausspucken. Das Organon vomeronasale ist eine Erwerbung des Lebens auf dem Lande und bildet sich daher zurück, wenn die Urodelen wieder im Laufe der Phylogenie zum Wasser zurückwandern (s. oben). Es ist üblich geworden, die Nasenhöhle als olfactorischen, den Nebenraum als respiratorischen Abschnitt zu bezeichnen, obwohl beide von der Atemluft durchströmt werden und beide zum Riechen dienen. Vermutlich ist die Sinnesempfindung in beiden Abschnitten verschiedener Art: die Nasenhöhle ist Distanzorgan und wittert verdünnte Riechstoffe, während das JACOBSONsche Organ die mehr konzentrierten, in nächster Nähe in der Mundhöhle befindlichen Stoffe prüft. Die Verhältnisse bei *Ichthyophis* (**295** E) bedürfen noch weiterer Untersuchung: vielleicht geht ein Teil der ausströmenden Luft durch das JACOBSONsche Organ und entweicht durch die Tränenröhre nach außen. Da bei manchen Arten (*Triton*, *Onychodactylus*) das JACOBSONsche Epithel direkt an das eigentliche Riechepithel anstößt, ist ersteres als ein abgesprengter Teil des letzteren anzusehen. Die äußere Nasendrüse (*Gl.ext*) mündet immer in der Nähe des äußeren Nasenlochs aus und liefert wohl ein Sekret, welches den Verschluß desselben beim Aufenthalt unter Wasser unterstützt und auf dem Lande Schmutzteilchen festhält.

IX. Reptilien.

1. Allgemeines. Es sei vorausgeschickt, daß sich bei allen Amnioten die Nase in derselben Weise entwickelt, welche sehr an das Verhalten der Selachier erinnert. Wir lernten bei diesen (**282, 283**) eine Nasolabialrinne kennen mit einer medialen (*m*) und einer lateralen (*l*) Nasenfalte. Bei den Amnioten finden wir auf frühen Stadien (**307**) zwei ähnliche Rinnen, zwischen denen ein Stirnfortsatz von oben herabwächst, der jederseits faltenartig (*MNF*, *PG*) vorspringt. Die laterale Nasenfalte wird durch den Außenrand der Nasengrube und den Oberkieferfortsatz (*OKF*) gebildet. Indem diese laterale Falte und der Stirnfortsatz sich vereinigen, entstehen die primären Choanen (**308** *Ch*). (Auf gewisse Abweichungen bei Säugern werden wir später eingehen.) Das ganze Munddach, in dem sie liegen, wird der primäre Gaumen genannt. Am Außenrande dieser Choanen springt ein Gaumenblatt vor, dessen Anfänge wir schon bei den Amphibien als Gaumenfalte (**305**, 1 *gbl*; **295** *F' GF*) antrafen und das bei den Amnioten sehr verschieden ausgebildet ist. Im Maximum vereinigen sich beide Gaumenblätter in der Mediane zu einem sekundären Gaumen bei Krokodilen und Säugern (**305**, 6 *g''*), wobei sie bei jenen in der Ontogenie sofort medialwärts vorwachsen, während sie bei Säugerembryonen zunächst nach unten wachsen, also neben der Zunge herabhängen, und erst später nach innen sich verlängern und schließlich sich über der Zunge vereinigen. Diese Umlagerung oder Horizontalstellung der Gaumenfalten erfolgt nicht grobmechanisch durch Muskelkontraktion der Zunge oder durch Druck der Vorderextremität, sondern durch Wachstum: der Unterkiefer verlängert sich und senkt sich dabei, wodurch die Zunge nach unten gezogen wird; dann wuchert das Mesoderm an der Basis der Falten und bewirkt die horizontale Lage. Da die Nomenklatur nicht einheitlich ist, so sprechen wir im folgenden immer dann von einem „sekundären Gaumen“, wenn das Mund-



dach ganz (**305**, 2, 4 u. 6) oder überwiegend (7) von den Gaumenblättern geliefert wird, und von einem „primären Gaumen", wenn er vornehmlich aus dem Vomerpolster besteht (1 u. 3 *g'*). Ganz scharf sind diese Gegensätze nicht, wie wir gleich sehen werden. Der Raum zwischen Vomerpolster und sekundärem Gaumen heißt Cavum (Ductus) nasopharyngeum oder Gaumenhöhle. Er öffnet sich durch eine (2, 7 *ch''*) oder zwei (6) sekundäre Choanen in die sekundäre Mundhöhle. Der sekundäre Gaumen wird von den Maxillen und häufig auch von den Palatina und Pterygoidea gestützt, der primäre von den Prämaxillen und Vomera.

Das Geruchsorgan der Reptilien läßt sich nur in seinen allgemeinsten Zügen auf dasjenige der Amphibien zurückführen. Es besitzt zwar auch den ventralen respiratorischen Nebenraum der letzteren (**302** *Nr*; **311** *Pars resp*), erreicht aber durch den Besitz eines Vor-

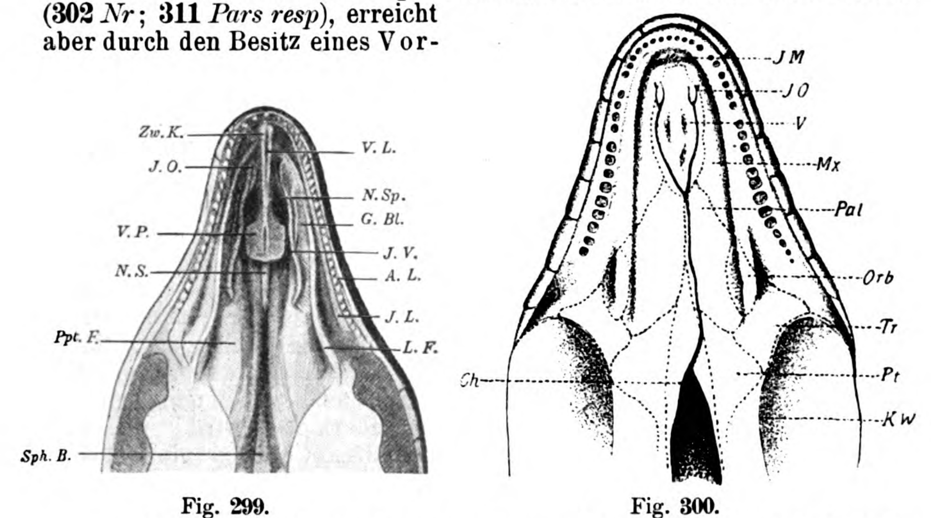


Fig. 299. Fig. 300.

Fig. 299. Munddach von *Lacerta ocellata* nach Busch. *Zw.K* Zwischenkieferknopf, *J.O* Einmündung des Jacobsonschen Organs, *V.L* Vomerleiste, *V.P* Vomerpolster, *N.S* Nasengangscheide, *N.Sp* und *J.V* Choanenspalte, *Ppt.F* Palatopterygoidfeld, *Sph.B* Sphenoidbucht, *G.Bl* Gaumenblatt, *A.L*, *J.L* Außen-, Innenlippe, *L.F* Lippenfalte.

Fig. 300. Munddach von *Lygosoma rufescens* nach Voeltzkow. *Ch* Choane, *JM* Intermaxillare, *JO* Jacobsonsches Organ, *V* Vomer, *Mx* Maxillare, *Pal* Palatinum, *Orb* Orbita, *Tr* Transversum, *Pt* Pterygoid, *Kw* Kaumuskeln. Knochen punktiert eingetragen.

hofs (**304** *Vh*) und einer Muschel (C) einen höheren Ausbildungsgrad. Die Muschel springt von der lateralen Wand der Nasen- (*Nh*) oder Riechhöhle vor, welche auf den Vorhof folgt und mit Riechepithel ausgekleidet ist. Dazu kommt, daß das Jacobsonsche Organ (*Jac*) mit Ausnahme von *Sphenodon* und den Schildkröten sich vollständig von der Nasenhöhle abgetrennt hat, ventral von ihr liegt und selbständig in die Gaumenrinne (*R*) ausmündet. Der Vorhof (*Vh* in **304**, mit durchbrochenen Linien gezeichnet) schließt sich an das äußere Nasenloch an und ist mit indifferentem, nur von Becherzellen durchsetztem Platten- oder Zylinderepithel ausgekleidet. Er ist durch Vergrößerung aus dem kurzen Eingangsrohr der Amphibien entstanden. In ihn mündet eine große äußere Nasendrüse (*Gl. ext*), welche als Homo-

logon des gleichnamigen Gebildes der Amphibien (**295**) angesehen werden kann. In dem Vorhof bleiben die in der Atemluft enthaltenen Schmutzteilchen an der feuchten Oberfläche hängen und können mit dem Exspirationstrom nach außen befördert werden. Das ganze Geruchsorgan liegt in einer knorpligen Nasenkapsel, von der eine Lamelle in die Muschel (Concha, *C*) sich fortsetzt (**302**). Als Muschel sehen wir nur solche mit oder ohne Riechepithel überzogene Vorsprünge der Nasenhöhle an, welche im Innern von Knorpel bzw. bei höheren Klassen von Knochen gestützt werden. Dabei ist es gleichgültig, ob die Muschel eine breite Ausstülpung der Wand (**302**) oder blattförmig ist, denn die letztere Form geht ontogenetisch häufig aus jener hervor. Bei den Reptilien treten uns die Nasenmuscheln nur als einfache, etwas gebogene, aber noch nicht eingerollte Bildungen der Außenwand entgegen. Da die äußere Nasendrüse sich mit Vorliebe in sie einlagert, erblickt GEGENBAUR den Anstoß zur Entstehung einer Muschel in der Größenzunahme der Drüse. Wahrscheinlicher ist es, daß die Muschel nach dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung durch den Reiz des Inspirationsstroms entstanden ist, und der so frei werdende Raum dann sekundär von der Drüse ausgenutzt wurde. Mit Rücksicht hierauf bleibt noch festzustellen, ob auch bei *Sphenodon* (**304** A) eine in die Muschel eingelagerte Drüse vorhanden ist. Der Tränenkanal zeigt, wie das JACOBSONsche Organ, die Neigung sich von der Nasenhöhle zu trennen; nur bei *Sphenodon*, manchen Lacertiliern (**305**, 3 *tr*) und den Krokodilen mündet er noch im Bereich der Choane aus und zwar ursprünglich (*Sphenodon*, Agamiden) ganz vorn an der Gaumenrinne neben dem JACOBSONschen Organ (**304** A, B). Bei Schlangen, Schildkröten und Krokodilen liegt die Nasenhöhle wie bei den Amphibien vor dem Bulbus olfactorius (**304** G, H), während sie bei manchen Eidechsen von diesem mehr oder weniger überlagert wird. Bei den Reptilien zeigen die primären und sekundären Choanen eine ausgesprochene Tendenz, im Laufe der phyletischen Entwicklung von vorn nach hinten in die Nähe des Kehlkopfs zu wandern unter Ausbildung eines zuerst weichen, dann auf höherer phyletischer Stufe durch Einlagerung von Knochen harten sekundären Gaumens. Die Choanen der Amphibien liegen vor der Orbitalregion (**295**) neben den Vomera im weichen Munddach, setzen sich aber häufig als eine Rinne nach hinten fort, welche lateral von einer niedrigen „Gaumenfalte" (**295** *Gf*) begleitet wird. Diese Falte wird bei den Reptilien zu einem viel längeren und größeren Gaumenblatt (**299**, **302**, **305** *G.Bl*), welches vorn und hinten sich noch über die primäre Choane fortsetzt und so eine Gaumenrinne lateral begrenzt. In dem vorderen Ende dieser Rinne (**304** *R*) mündet bei Eidechsen das JACOBSONsche Organ aus. *Sphenodon* besitzt ein sehr schmales, weiches Gaumenblatt, welches die Choane nicht verdeckt. Bei den Sauriern wird es etwas breiter (**305**, 3 *gbl*) und legt sich über die primäre Choane hinüber. Schon derartige Gaumenblätter haben eine respiratorische Bedeutung, indem sie sich den Seitenrändern der Zunge (*Z*) anschmiegen und dadurch einen von der übrigen Mundhöhle abgesonderten Weg für die Atemluft begrenzen. Fig. **302** zeigt einen Querschnitt durch die Gaumenrinne (*R*) und primäre Choane (*Ch*) von *Lacerta*. In das Gaumenblatt erstreckt sich ein Fortsatz des Maxillare, während das Dach der Rinne etwas vom Vomer gestützt wird. Bei manchen anderen Eidechsen ist das Gaumenblatt noch kleiner als bei Lacertiden und weist in einigen



Familien Besonderheiten auf. So verwachsen die Gaumenblätter bei *Ameiva* und *Tupinambis* vorn mit dem drüsenreichen Vomerpolster,

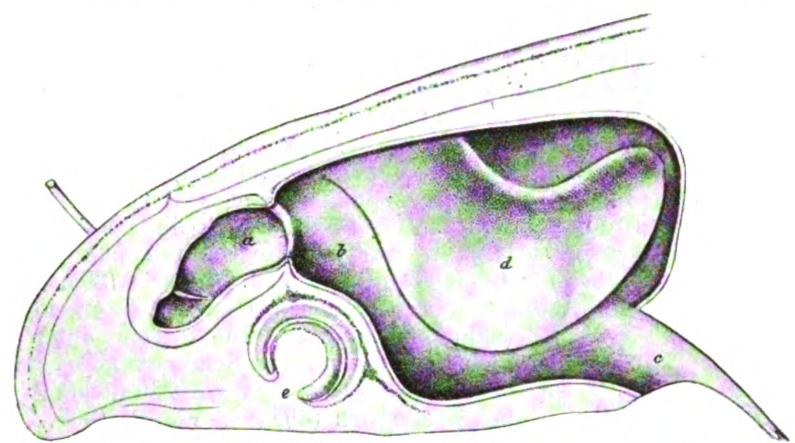


Fig. 301. Senkrechter Schnitt durch die Schnauze von *Lacerta viridis* nach LEYDIG, etwas verändert. Man sieht von der Mediane aus in das Geruchsorgan. *a* Vorhof, *b* Nasenhöhle, *c* Choane, *d* Muschel (die Anheftungsstelle der Muschel an der Außenwand ist punktiert), *e* JACOBSONsches Organ, schräg angeschnitten.

wodurch die Mündung des JACOBSONschen Organs von der Choane abgespalten wird. Auf der höchsten Stufe stehen die Scinke, deren

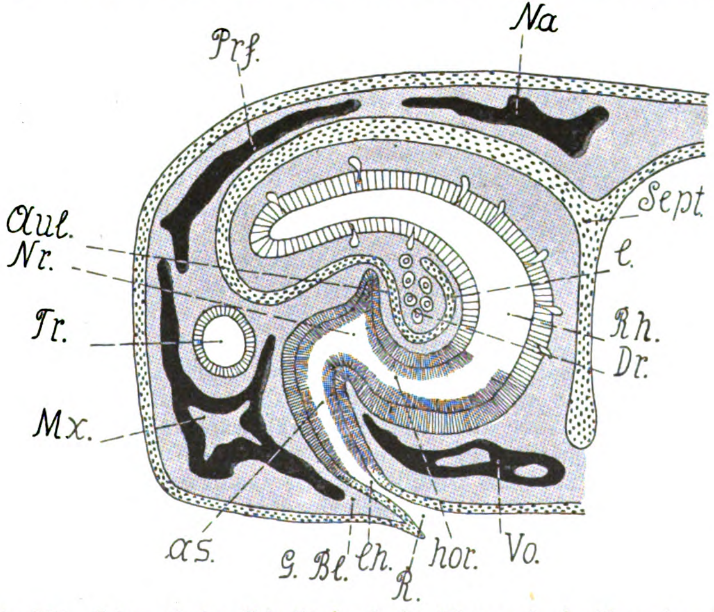


Fig. 302. Schematischer Schnitt durch das Hinterende der Nase einer *Lacerta*, Orig., unter Benutzung von Abbildungen von BORN, BEECKER und ECKHARDT. *Ch* Choane mit Plattenepithel, *as* aufsteigender, *hor* horizontaler Schenkel des mit Flimmerepithel ausgekleideten respiratorischen Nebenraums (*Nr*). *Aul* Aulaxdivertikel, *Rh* Riechhöhle, *Tr* Tränengang, *C* Concha, *Sept* knorpeliges Septum, *Na* Nasale, *Prf* Präfrontale, *Mx* Maxillare, *Vo* Vomer, *G.Bl* Gaumenblatt, *R* Gaumenrinne, *Dr* Nasendrüse

Gattungen *Egernia, Mabuia, Tiliqua* und *Lygosoma* (**305**, 2) eine vollständige Reihe mit immer breiter werdenden Gaumenblättern bilden. Bei den beiden letzten Gattungen (**300**) und bei Chamäleonen berühren sie sich bis auf einen schmalen Spalt (sekundäre Choane) und das rechte Blatt überlagert das linke. Nicht nur das Maxillare, sondern auch das Palatinum setzen sich mit breiter Platte in die Falten fort und bilden so den harten sekundären Gaumen, welcher, wie die Figur zeigt, schmäler sein kann als die ihn umgebenden Weichteile. Den ventral vom Primärgaumen (Vomerpolster) und dorsal von den Gaumenblättern liegenden Raum nennen wir die Gaumenhöhle (Cavum nasopharyngeum). In sie öffnen sich die beiden Nasen durch die primären Choanen, während die Gaumenhöhle mit der Mundhöhle durch die hier unpaare sekundäre Choane (**305**, 2 *Ch''*) kommuniziert. Diese Neubildungen (sekundärer Gaumen, Gaumenhöhle, sekundäre Choane) finden sich unter den Sauriern nur bei den Scinken und Chamäleonen und außerdem in ganz ähnlicher Weise bei Krokodilen (**304** *H*), Vögeln (**305**, 7 *ch''*) und Säugern (**305**, 6), indem die beiden Gaumenblätter vollständig verwachsen. Dabei zerfällt die anfangs unpaare sekundäre Choane bei Krokodilen und Säugern in zwei Oeffnungen durch Ausbildung eines medianen Septums. Wir sprechen dann von zwei Ductus nasopharyngei.

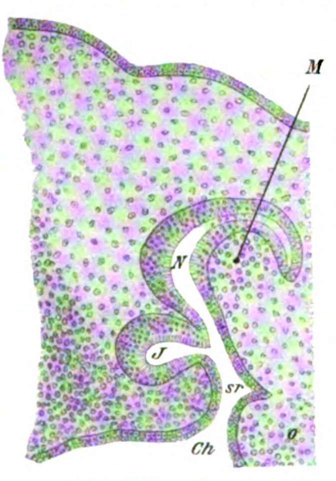


Fig. **303**. Querschnitt durch die Nase eines *Lacerta*-Embryos nach BORN. *N* Nasenhöhle, *M* Muschel, *J* JACOBSONsches Organ, *O* Oberkieferfortsatz, *sr* Rinne am unteren Muschelrand.

Die primäre Choane zeigt recht verschiedene Verhältnisse, da sie die phyletische Tendenz hat, aus einem ursprünglich sehr langen Schlitz (*Sphenodon*, **304** A; *Crassilingues*, B; unter den Schildkröten bei *Dermochelys coriacea*) zu einer kurzen, weiter hinten liegenden Oeffnung zu werden, um in die Nähe des Kehlkopfes zu gelangen. Bei den *Fissilingues* (C) und Amphisbänen (D) schließt sich der vordere Teil der primären Choane, indem die Maxillarregion mit dem Vomerpolster verwächst, es bleibt aber die Gaumenrinne (*R*) noch mehr oder weniger deutlich bestehen. Bei den Schlangen (E) und Schildkröten (F, G und **305**, 4, 5) geht dieser Prozeß noch weiter: die primäre Choane ist vollkommen geschlossen und ihre Lage wird nicht mehr durch eine Gaumenrinne angedeutet. Aber auch hinter ihr verwächst jedes Gaumenblatt mit dem Vomerpolster zu einem langen „Choanengang" (*Chg*), welcher demnach als eine Umbildung der Gaumenrinne anzusehen ist. Bei den Schlangen bleibt das Munddach weich, während bei den Schildkröten die Maxillaria und Palatina sich nach innen verbreitern und die letzteren mit dem Vomer verwachsen. Die so entstandene harte Platte wird meist ebenfalls als sekundärer Gaumen bezeichnet, obwohl sie eine ganz andere Bildung ist als der sekundäre Gaumen der Scinke (**305**, 2), Krokodile und Säuger (**305**, 6). Bei diesen Gruppen werden die Gaumenblätter so breit, daß sie sich übereinander legen (Scinke) oder untereinander verwachsen, wodurch ein Teil der Mundhöhle, die Gaumenhöhle, abgetrennt und dem Geruchsorgan angegliedert wird.

Bei Krokodilen und Säugern zerfällt sie durch ein medianes Septum in zwei Ductus nasopharyngei, die hinten mit den sekundären Choanen

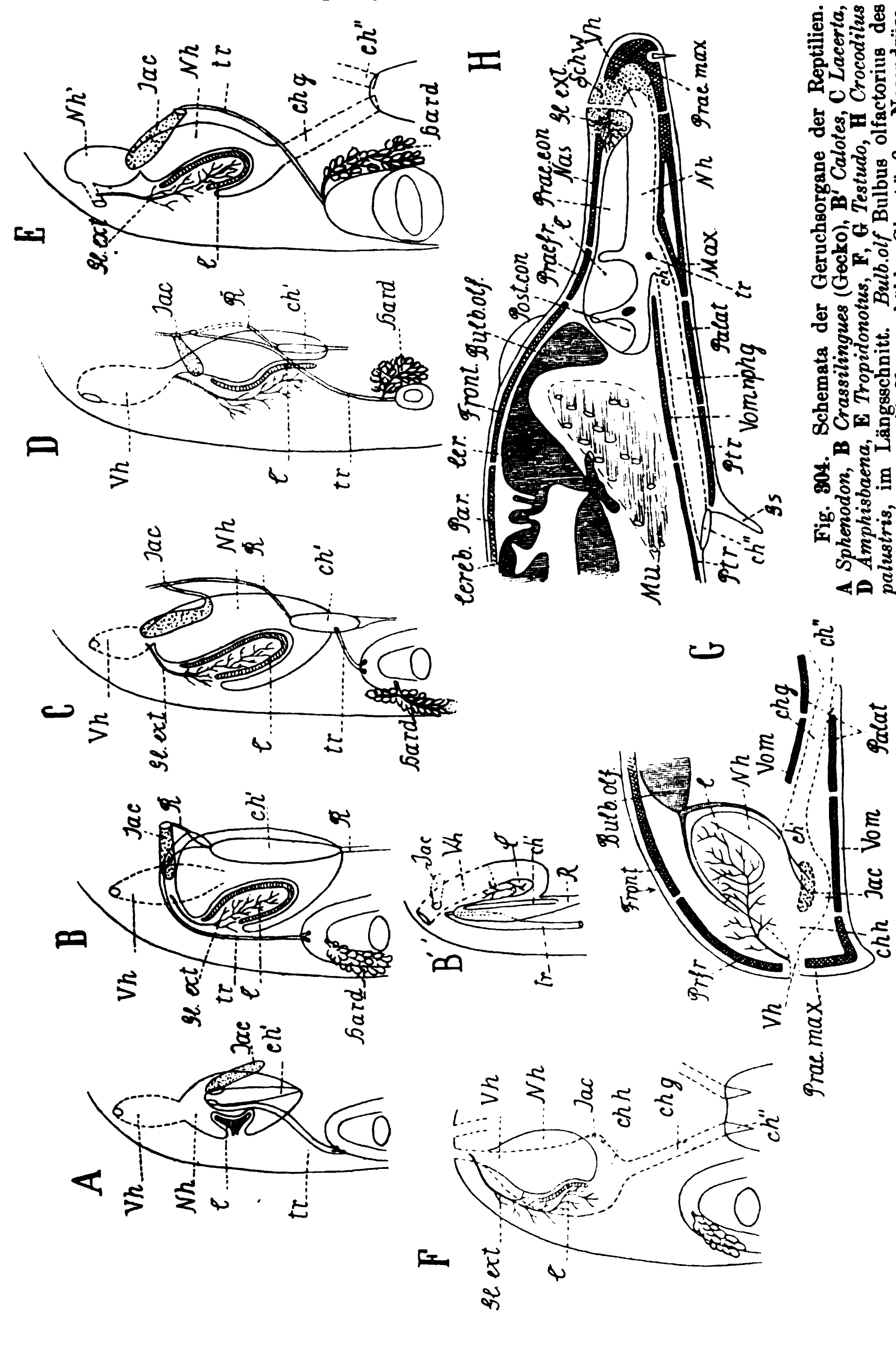


Fig. 304. Schemata der Geruchsorgane der Reptilien. A *Sphenodon*, B *Crassilingues* (Gecko), B' *Calotes*, C *Lacerta*, D *Amphisbaena*, E *Tropidonotus*, F, G *Testudo*, H *Crocodilus palustris*, im Längsschnitt. *Bulb.olf* Bulbus olfactorius des Großhirns, *C* Concha, Muschel, mit knorpeliger Einlagerung, *ch* Choane, *chg* Choanengang, *chh* Choanenhöhle, *Gl.ext* äußere Nasendrüse, *Hard* HARDERsche Drüse, *Jac* JACOBSONsches Organ, *Nh* Nasenhöhle, olfactorisch, *R* Gaumenrinne, *tr* Tränennasengang, *Vh* Vorhof (respiratorisch). Die meisten Figuren sind in der Ansicht von oben entworfen. Die mit durchbrochenen Linien umzogenen Teile (Vorhof, Choane) haben kein Sinnesepithel. In H bedeutet *Max* Maxillare, *Pteryg* Pterygoid, *Vel.pal* Velum palatinum, *Mu* Muscheln. Orig. im Anschluß an verschiedene Autoren.

(**304** H, *ch''*) enden. Diese Gänge werden ventral und dorsal von Knochenplatten gestützt, wie die Figuren erkennen lassen. Bei Schlangen, Schildkröten, Krokodilen und Säugern setzen sich also die primären Choanen in lange Gänge fort, deren verschiedener, wenngleich ähnlicher Bau darauf hinweist, daß sie unabhängig voneinander entstanden, also h o m o i o l o g e Bildungen sind und die ventral vom sekundären Gaumen gestützt werden. Die sekundären Choanen der Schlangen und Schildkröten sind die hintersten Enden der primären (**305**, 5 a und b); bei

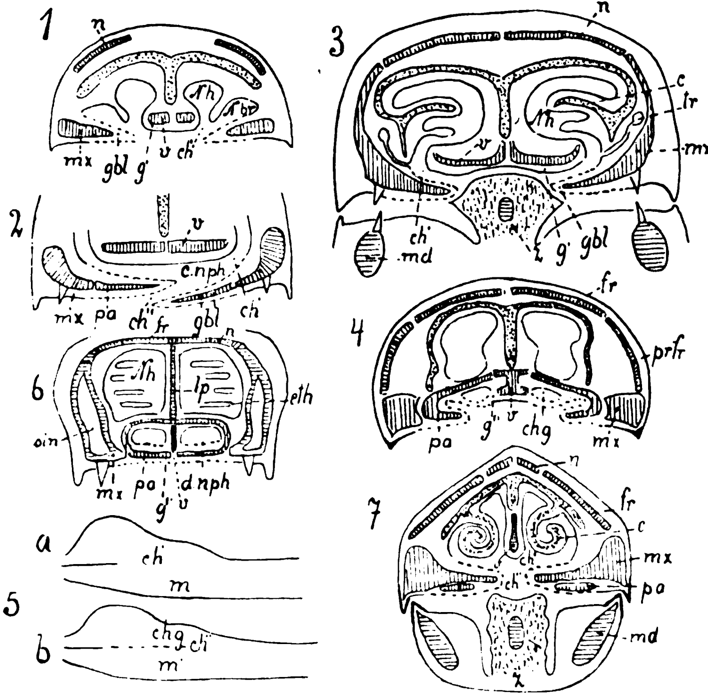


Fig. **305**. Schematische Querschnitte durch den primären oder sekundären Gaumen der Wirbeltiere; der letztere geht aus dem hier mit Strichlinien angedeuteten Gaumenblatt (*gbl*) hervor. Knochen schraffiert, Knorpel punktiert. 1 Frosch, 2 Scink, *Lygosoma*, 3 *Lacerta*, 4 Schildkröte, *Chelone*, 5 Längsschnitte, *a* durch eine embryonale, *b* durch eine erwachsene Schildkröte, 6 Säuger, 7 Vogel. *c* Concha, *ch'* primäre, *ch''* sekundäre Choane. *chg* Choanengang, *n.nph*, *d.ph* Cavum (Ductus) nasopharyngeum, *eth* Ethmoturbinale, *fr* Frontale, *g'* primärer Gaumen (Vomerpolster), *g''* sekundärer Gaumen, *gbl* Gaumenblatt, *lp* Lamina perpendicularis des Ethmoids, *mx* Maxillare, *md* Mandibula, *m* primäre Mundhöhle, *n* Nasale, *Nbr* Nebenraum der Amphibiennase, *Nh* Nasenhöhle, *pa* Palatinum, *prfr* Präfrontale, *sin* Sinus maxillaris, *tr* Tränengang, *v* Vomer, *z* Zunge. Orig. in Anlehnung an FUCHS, SEYDEL u. a.

Krokodilen (**304** H) und Säugern aber sind die sekundären Choanen Neubildungen. Die fossilen Krokodile lassen sehr deutlich erkennen, wie die Einmündung in die Mundhöhle allmählich weiter nach hinten verlagert wurde. Die ältesten Vertreter derselben, die *Parasuchia* der älteren Trias, zeigen die sekundären Choanen zwischen Vomer und Palatinum; bei den im Lias erscheinenden *Mesosuchia* (**306** B) liegen sie zwischen den Hinterenden der Palatina; bei den *Eusuchia* der Kreide beteiligen sich Palatina und Pterygoidea an ihrer Umgrenzung und bei den erwachsenen lebenden Krokodilen (**306** A, **304** H) nur die letzteren

Knochen; in der Ontogenie aber wächst der sekundäre Gaumen von vorn nach hinten aus, so daß Onto- und Phylogenie parallel verlaufen.

2. Riechvermögen. Obwohl eingehende Versuche über das Riechvermögen der Reptilien noch fehlen, weisen viele Beobachtungen darauf hin, daß es meist auf keiner besonderen Höhe steht. Scharf riechende Stoffe (Alkohol, Formol) werden freilich von allen Arten sofort wahrgenommen. Bei der Nahrungssuche lassen sich die meisten Reptilien von den Augen leiten, und viele greifen daher nur bewegliche Beute an. *Sphenodon* findet die Fleischstücke nicht, wenn sie nicht unmittelbar vor ihm liegen. Die ceylonischen Caloteseidechsen konnte ich an der Schnauze mit einem Phyllium oder einer Stabheuschrecke berühren; sie packten erst zu, wenn diese Insekten sich bewegten. Manche Schlangen scheinen gut riechen zu können, da sie imstande sind, den Spuren der Mäuse zu folgen. Die Ringelnatter unterscheidet bloß nach dem Geruch die Wasserfrösche von den braunen und *Bombinator igneus* von *B. pachypus*. *Testudo graeca* frißt mit Vorliebe faulende tierische und pflanzliche Stoffe, namentlich Kot. Jeder Gegenstand wird mit der Nase berührt, und aus einem Gemenge verschiedener Nahrungsmittel wird mit der Nase das am meisten Zusagende heraus-

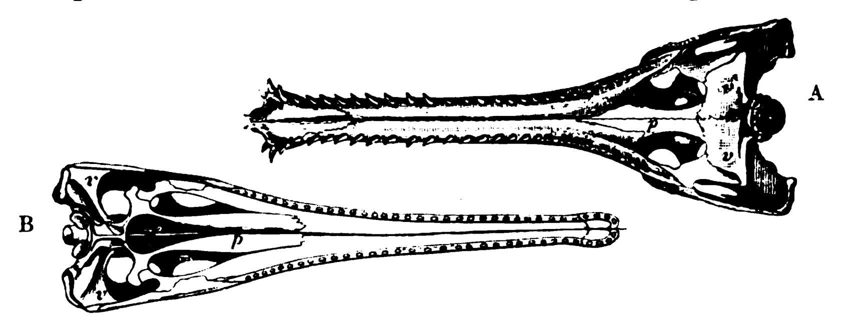


Fig. 306. A Schädel eines Gavials (recent), B eines *Pelagosaurus temporalis Blv.* aus dem oberen Lias. *n* Choane, *p* Palatinum, *v* Pterygoid.

gefunden. Andere Schildkröten bissen in einen Sack, welcher Fleisch enthielt, hinein, aber nicht in einen solchen mit Sand. Bei den Krokodilen scheint das Riechvermögen trotz der Moschusdrüse schlecht ausgebildet zu sein im Gegensatz zu dem Gesicht und dem Gehör.

3. Spezielle Angaben. Nach diesen allgemeinen Bemerkungen werfen wir einen Blick auf die einzelnen Ordnungen. *Sphenodon* (**304** A) zeigt recht primitive Verhältnisse. Der Vorhof steckt noch größtenteils in der dicken äußeren Haut. Die langen primären Choanen liegen vorn am Munddach neben dem Vomerpolster und werden von einer schmalen Gaumenfalte begleitet. Jede Choane nimmt ganz vorn das Jacobsonsche Organ und außerdem den Tränenkanal auf. Die Muschel ist schüsselförmig vertieft.

Die Nase der **Saurier** ist recht verschieden bei den einzelnen Familien, was hauptsächlich mit der Länge der Schnauze und der Größe der Augen zsammenhängt. Fig. **301** stellt das Organ von *Lacerta* von der Mediane aus gesehen dar. Auf den Vorhof (*a*) folgt nach hinten die viel größere eigentliche Nasenhöhle (*b*) mit der breiten nach hinten gebogenen Muschel (*d*), welche die äußere Nasendrüse (**302** *Dr*) umschließt und den Raum in eine obere olfaktorische Riechhöhle (*Rh*)

und einen unteren respiratorischen, mit Flimmerepithel ausgekleideten Nebenraum (*Nr*) trennt, welcher sich winklig umbiegt und dadurch in einen horizontalen (*hor*) und einen von unten aufsteigenden Schenkel (*as*) zerfällt. Der letztere mündet in die mit Plattenepithel bekleidete Choane (*Ch*) und weiter in die Gaumenrinne (*R*) aus, welche von der Mundhöhle schräg nach oben und außen emporsteigt und vom Vomer und Maxillare gestützt wird. Bei der erwachsenen *Lacerta* (**304** C) ist die Choane kurz und liegt weit hinten und nimmt die Mündung des Tränenganges (**305**, 3 *tr*) in sich auf. Die Gaumenrinne (*R*) aber setzt sich nach vorn bis zur Querebene des hinteren Vorhofendes fort und umfaßt hier die Oeffnung des Jacobsonschen Organs. Dieses ist ein kleines Gebilde (**301** e), dessen Bodenfläche wulstförmig nach innen gestülpt ist und hier von Knorpel gestützt wird. Die dorsale Wand desselben trägt hohes Riechepithel. Durch einen kurzen Gang öffnet es sich weit vor der Choane in die Gaumenrinne. Auf frühen embryonalen Stadien (**303**) liegen die Verhältnisse anders: die Choane ist noch ein langer Spalt, in den, wie bei *Sphenodon*, das Jacobsonsche

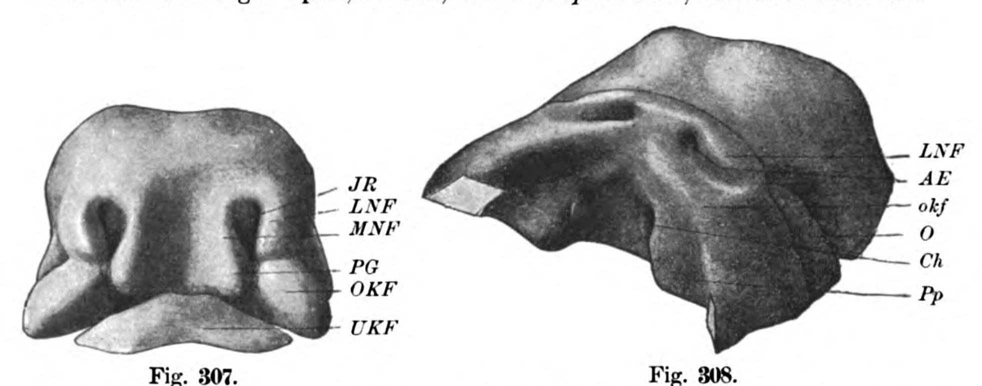


Fig. 307. Fig. 308.

Fig. 307. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 10,5 mm Länge, nach Peter. $^{12}/_{1}$. Ventralansicht. *JR* Jacobsonsche Rinne, *LNF*, *MNF* lateraler, medialer Nasenfortsatz, *PG* Processus globularis, das stark gewölbte untere Ende von *MNF*. *OKF*, *UKF* Oberkiefer-, Unterkieferfortsatz. Die punktierte Linie deutet die Ausdehnung der Nasengrube gegen die Mundhöhle an.

Fig. 308. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge, nach Peter. $^{12}/_{1}$. *AE* äußeres Nasenloch, *Ch* primäre Choane, *LNF* lateraler Nasenfortsatz, *O* Auge, *Pp* Processus palatinus.

Organ direkt einmündet, und zwar an seinem Vorderende. Später schließt sich der Spalt zum größten Teil und verwandelt sich in die Gaumenrinne, wobei die Choane nach hinten verlagert wird und die Mündung des Jacobsonschen Organs sich vorn erhält. Bei den meisten *Fissilingues* und *Brevilingues* liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Lacerta*, aber bei *Varanus* erhält sich die Gaumenrinne nur etwas vor der Choane und verschwindet weiter nach vorn bis zum Jacobsonschen Organ völlig. Die äußeren Nasenöffnungen liegen an der Schnauzenspitze; nur bei *Monitor* am inneren Augenwinkel, und ein Kanal läuft von hier neben und nach außen von dem Vorhof nach vorn, um in dessen Vorderende einzumünden. Bei den meisten *Crassilingues* (**304** B) finden sich teilweise primitive Zustände: die sehr lange Choanenspalte nimmt in ihr Vorderende (*Draco*, *Calotes*, *Chamaeleo*) oder dicht davor (*Ceratophora*, *Liolaemus*, *Sceloporus*) den Tränengang auf, und

dicht vor diesem liegt das JACOBSONsche Organ; teilweise ist die Nase weiter entwickelt, indem der Vorhof sich verlängert hat und die Nasenhöhle mehr oder weniger von oben bedeckt. Bei den Chamäleonen ist der Vorhof so lang geworden, daß er sich schlängelt, während die Muschel wenig ausgeprägt und das JACOBSONsche Organ stark rückgebildet ist. Bei *Calotes* (B') ist die Muschel sehr klein und bei anderen Agamiden (*Ceratophora*, *Cophotis*, *Otocryptis*) ganz verschwunden, dafür springt der aufsteigende Schenkel als selbständiger Blindsack weit nach vorn vor und vergrößert die respiratorische Oberfläche, was zur weiteren Folge hat, daß er nur hinten mit der Riechhöhle in Verbindung steht. Der Vorhof der Geckonen liegt vor der Nasenhöhle, wie bei *Lacerta*, während der Tränenkanal und das JACOBSONsche Organ sich weit vor der Choane in die Gaumenrinne öffnen.

Die Amphisbänen (**304** D) besitzen in der Knorpelhülle stellenweise große Löcher, und auch die Knorpelschüssel des JACOBSONschen Organs ist schwach entwickelt. Die Muschel wird als ein sehr einfacher Wulst geschildert; bei einer *Amphisbaena vermicularis* finde ich sie ebenso groß wie bei einer Schlange. Der Tränenkanal mündet

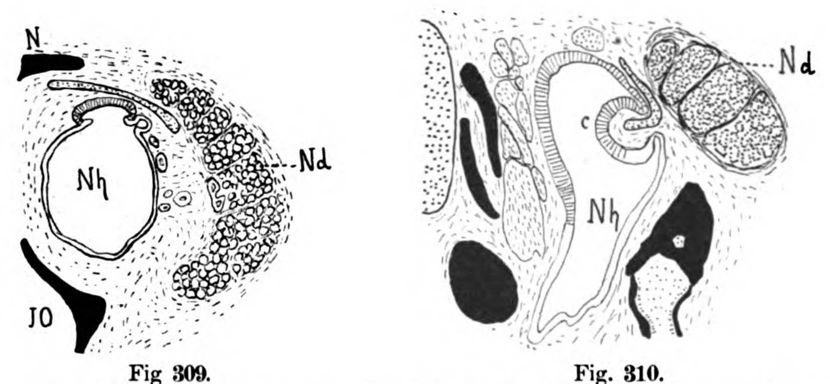


Fig 309. **Fig. 310.**

Fig. **309.** Querschnitt durch die Nasenhöhle der Wasserschlange *Enhydris hardtwickei* GRAY, und Fig. **310** der Homalopside *Cerberus rhynchops* CUV., nach KATHARINER. Das Sinnesepithel ist gestrichelt. *N* Nasale, *Nh* Nasenhöhle, *Nd* Nasendrüse, *c* Muschel, *JO* JACOBSONsches Organ.

bei *Trogonophis* etwas vor der Choane und dicht hinter dem JACOBSONschen Organ in die Gaumenrinne. Bei manchen *Amphisbaena*-Arten liegen beide Oeffnungen noch weiter vor der Choane und die Gaumenrinne zwischen diesen Mündungen fehlt, was in dem Schema durch eine Punktierung angedeutet worden ist. Zusammenfassend können wir sagen, daß sich in der phyletischen Entwicklung der Saurier die ursprünglich sehr lange Choane von vorn nach hinten schließt und dadurch nach hinten wandert, wobei ihr die Oeffnung des Tränenkanals mehr oder weniger folgt. Auch nach dem Verschluß bleibt die Gaumenrinne zwischen Choane und JACOBSONschem Organ erhalten, und dieses behält seine Lage vorn unter dem Hinterende des Vorhofs. Die Sonderung der eigentlichen Nase in einen oberen sensiblen und einen unteren respiratorischen Abschnitt wird zur Folge haben, daß der Inspirationsstrom durch ersteren, der Exspirationsstrom durch letzteren geht. Die Scinke schlagen einen eigenartigen Weg ein, in dem beide Gaumenblätter sich bis zur Mediane verbreitern und so eine Gaumen-

höhle erzeugen, welche durch eine unpaare sekundäre Choane ausmündet. Rückbildung der Muschel bis zum völligen Schwund kommt bei Agamiden vor.

Bei den **Schlangen** zerfällt die Nasenhöhle (**304** E) in einen vorderen Abschnitt (*Nh'*), welcher physiologisch die Stelle des fehlenden Vorhofs vertritt, und in die eigentliche Nasenhöhle (*Nh*) mit der stark entwickelten Muschel. Beide Räume werden von Sinnesepithel bedeckt. Das äußere Nasenloch bildet einen Kanal, in den eine große Nasendrüse ausmündet und der sich meist rinnenförmig auf die Außenfläche des Kopfes fortsetzt. Der respiratorische Teil unter der Muschel bildet bei *Tropidonotus natrix* einen kurzen, bei *Python* einen längeren Blindsack nach vorn, ähnlich wie bei manchen Agamiden (**304** B'). Hinten endet das Organ in einem langen, von faltigem indifferenten Epithel ausgekleideten Choanengang (*chg*), welcher dadurch entsteht, daß das Gaumenblatt der embryonalen Gaumenrinne mit dem Vomerpolster verwächst und so jederseits einen Kanal bildet. Diese beiden Choanengänge sind also ähnliche Bildungen wie die Gaumenhöhle der Scinke und erklären das Fehlen einer Gaumenrinne im erwachsenen Zustand. Die beiden Palatina liegen nicht in derselben Ebene wie Vomer und Basisphenoid, sondern ventral und nach außen von ihnen. So entsteht am Dach der Mundhöhle eine tiefe Längsrinne, in welche sich vorn dicht nebeneinder die beiden Choanengänge öffnen. Das sehr große JACOBSONsche Organ liegt unter dem Geruchsorgan und besitzt wie bei den Eidechsen eine wulstförmig nach innen eingestülpte Bodenfläche, während die Decke das stark entwickelte Riechepithel trägt. Es öffnet sich frei in die Mundhöhle dort, wo beim Embryo die Gaumenrinne vorn endet. In diese Mündung öffnet sich auch von innen her der Tränengang, welcher am Conjunctivalsack beginnt und hier eine große HARDERsche Nickhautdrüse aufnimmt. Diese wird also dadurch zur Speicheldrüse, indem ihr Sekret in die Mundhöhle fließt (vgl. den Abschnitt über das Reptilienauge). Die ganze Nase und auch das JACOBSONsche Organ liegen in einer mehrfach durchbrochenen Knorpelkapsel. Ueber die Besonderheiten der verschiedenen Familien ist noch wenig bekannt. Nur die Wasserschlangen sind genauer untersucht worden (Hydrophiiden, Acrochordiden, Homalopsiden, *Tropidonotus viperinus*). Wenn sie unter Wasser sind, so werden Nasenloch und Vorhof durch umgebendes Schwellgewebe automatisch geschlossen. Muskelfasern, welche dieses durchsetzen, können beim Atemholen den Verschluß aufheben. Das Sinnesepithel der Nasenhöhle ist

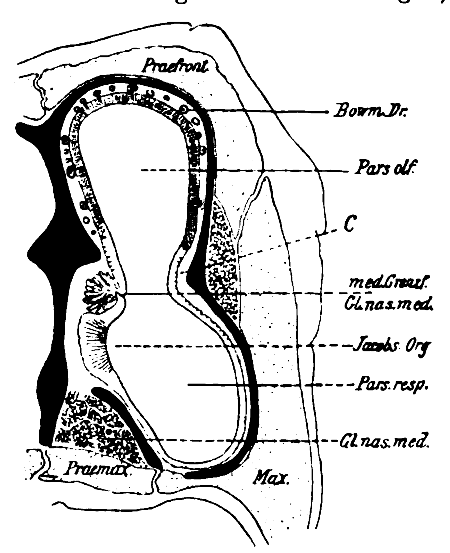


Fig. 311. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Geruchsorgans von *Testudo graeca* nach SEYDEL. *Nh* Riechhöhle mit Riechepithel, *chh* Choanenhöhle mit respiratorischem Epithel, *C* Concha, *Bowm.Dr* BOWMANsche Drüsen, *Gl.nas.med* mittlere Nasendrüse, *Jacobs.Org* JACOBSONsches Organ.

um so beschränkter, je mehr die betreffende Art auf das Wasserleben angewiesen ist. Bei *Enhydris* (**309**) bildet es z. B. nur eine kurze Rinne im vorderen Abschnitt. Die Nasenmuschel fehlt bei Hydrophiiden und *Chersydrus*, während sie bei *Cerberus rhynchops* (**310**) sehr klein ist. Nasendrüse (*Nd*) und JACOBSONsches Organ sind gut ausgebildet.

Die äußeren Nasenöffnungen der **Schildkröten** liegen dicht nebeneinander (**304** F, G) über der Mitte des Oberschnabels. Bei *Trionyx* und bei *Chelys fimbriata* stehen beide Oeffnungen auf der Spitze eines kleinen Rüssels. Jede Oeffnung führt in einen Kanal, welcher sich trichterförmig (*Vh*) nach hinten erweitert und dann nach oben in die geräumige Nasenhöhle, nach unten in einen von indifferentem Epithel ausgekleideten Raum übergeht, welchen wir Choanenhöhle (*chh*) nennen wollen, weil er sich nach hinten in den Choanengang fortsetzt und wie dieser Gang ontogenetisch aus der Gaumenrinne hervorgeht, indem das Gaumenblatt medial mit dem Vomerpolster verwächst (**305**, 4, 5). Die Lage der sekundären Choanen (*ch''*) ist schon oben geschildert worden. In die Vorhöhle mündet eine große äußere Nasendrüse. Die Muschel (*C*) springt nur als ein flacher Wulst gegen die Nasenhöhle vor, wie aus dem Querschnitt **311** *C* ersichtlich ist. Die Nasenhöhle wird auch wohl als Pars olfactoria, die Choanenhöhle weniger passend als Pars respiratoria bezeichnet. Auf der medialen Wand der letzteren findet sich bei *Testudo* eine mit Sinnesepithel ausgekleidete Rinne, welche als JACOBSONsches Organ gedeutet wird. Dieses steht hier also noch auf einer sehr primitiven Stufe, indem es sich in die ursprüngliche Choane öffnet, wie bei *Sphenodon* (**304** A) und *Lacerta*-Embryonen (**303**). Die Innervierung erfolgt durch einen medialen Ast des Olfactorius (**304** G). Zu dem Organ gehört noch eine Drüse (**311** *Gl. nas. med*), welche von anderen Reptilien nicht erwähnt wird, aber vielleicht der JACOBSONschen Drüse der Amphibien homolog ist. Bei *Emys* hat sich das JACOBSONsche Epithel sehr stark ausgebreitet und kleidet mit einem oberen, einem unteren und einem vorderen Wulst fast die ganze Choanenhöhle aus. Ein Tränenkanal fehlt den Schildkröten; er ist vermutlich bei den Stammformen wegen der Vorliebe für den Aufenthalt im Wasser nicht zur Ausbildung gelangt.

Das Geruchsorgan der **Krokodile** ist in Anpassung an den langen Gesichtsschädel sehr in die Länge gezogen. Die Nasenlöcher liegen als zwei sichelförmige Schlitze auf einem Höcker der Schnauzenspitze, so daß das Tier sie leicht aus dem Wasser herausstrecken und Luft einziehen kann (**181**). Ein senkrecht nach unten steigender, von Muskeln und Schwellgewebe (**304** *Schw*) umgebener Gang nimmt eine Nasendrüse auf und führt in den nach vorn ausgebuchteten Vorhof (*Vh*). Die Nasenhöhle (*Nh*) zerfällt in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt und öffnet sich zwischen beiden in einen langen Ductus nasopharyngeus (*nphg*). Der linke und rechte Gang vereinigen sich zu einem kurzen gemeinsamen Endstück, welches hinter dem Gaumensegel (*Gs*) in die Rachenhöhle ausmündet. Beim Schlucken unter Wasser verschließt das Gaumensegel diese Oeffnungen und verhindert das Eindringen von Wasser in die Nasenhöhle, da das Riechepithel keine Berührung mit Wasser verträgt. Die Außenwand der Nasenhöhle bildet drei von Knorpel gestützte muschelartige Gebilde, welche wir Praeconcha, Concha und Postconcha nennen wollen. Die Concha (*C*) spaltet sich an ihrem freien Ende in zwei Lamellen. Die Praeconcha hängt von oben herab und läuft nach vorn flach aus. Sie



umschließt, ebenso wie die Postconcha, einen Nebenraum (Sinus), welcher mit der Nasenhöhle durch eine Oeffnung in Verbindung steht und von gewöhnlichem Epithel ausgekleidet wird. Neben diesen beiden Sinus kommen noch ein oder zwei andere vor, welche der Nachuntersuchung bedürfen. Das über der primären Choane (*ch'*) befindliche Loch (*tr*) führt vermutlich in den Tränengang. Der Bulbus olfactorius des Großhirns schmiegt sich an die Hinterwand der Nasenhöhle an. Das JACOBSONsche Organ ist, wenn überhaupt, in rudimentärer Form vorhanden. Es wird beschrieben von den Embryonen als kleine dorsale rinnenförmige Ausbuchtung am Anfang des Choanengangs, welche bei jungen Tieren einige Millimeter lang ist und später verschwindet. Da diese Bildung, wie bei *Sphenodon*, in der Region der primitiven Choane liegt, ist die Deutung wahrscheinlich richtig.

X. Aves.

Das Geruchsorgan der Vögel (**312**) schließt sich an dasjenige der Saurier (**304** B) an, indem es aus einem Vorhof und einer Nasenhöhle besteht, welch' letztere mit einer sehr langen primären Choane ausmündet. Beide Abschnitte sind aber physiologisch nicht mehr scharf gesondert, indem der größte Teil der Nasenhöhle respiratorische Bedeutung besitzt durch Anwärmung und Säuberung der Atemluft. Das Organ erreicht eine höhere Stufe durch Ausbildung einer Vorhofmuschel und einer zweiten Muschel in der Nasenhöhle, so daß drei Muscheln vorhanden sind, die Vorhofmuschel (Praeconcha, **312** *a*), die eigentliche Muschel (Concha *C*) und die hintere Muschel (Riechhügel, Post-

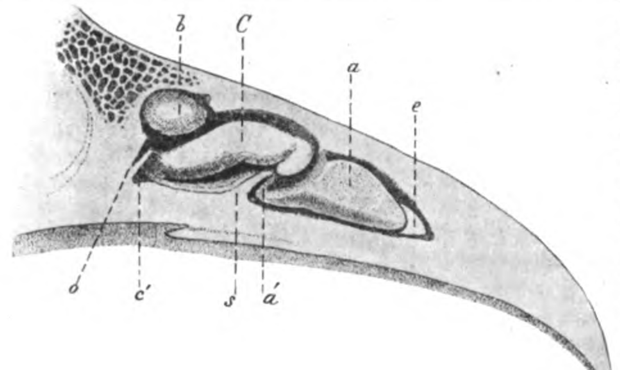


Fig. 312.

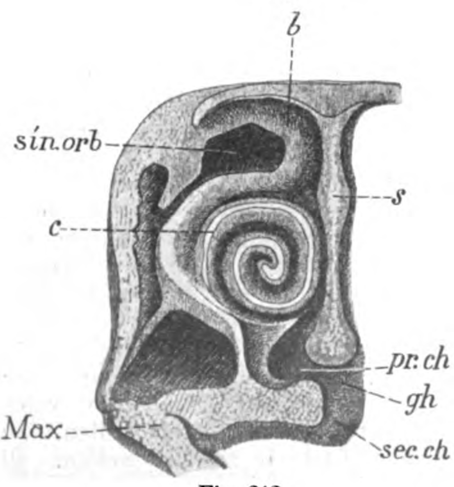


Fig. 313.

Fig. **312.** Längsschnitt durch die Nase von *Meleagris galloparo.* Fig. **313.** Querschnitt durch die Nasenhöhle von *Gallus domesticus* nach GEGENBAUR. *a* Vorhofmuschel, *b* Riechhügel, *C* eigentliche Muschel, *ch* Choane, *e* äußeres Nasenloch, *gh* Gaumenhöhle, *n* Eingang zum Orbitalsinus, *pr.ch* primäre Choane, *s* Septum, *sin.orb* Sinus orbitalis.

concha *b*). Ein Fortschritt im Vergleich zu den Eidechsen spricht sich auch aus in der Gaumenhöhle, welche dadurch entsteht, daß jeder Oberkiefer einen Fortsatz nach innen abgibt, wodurch ein schmaler Spalt, die unpaare sekundäre Choane (**305** 7 *ch*'', **313**, **314** *sec. ch*), gebildet wird. Eine vollständige Rückbildung hat das JACOBSONsche Organ erlitten. Beim Embryo tritt auf dem Stadium der offenen Nasenrinne an der medialen Wand eine seichte Grube vorübergehend auf (ähnlich wie in **303**, aber viel flacher), welche als letzter Rest desselben gedeutet wird. Diese Rückbildung hängt wohl, wie auch bei Schildkröten, mit der ursprünglich vegetabilischen Nahrung zusammen, welche ganz oder in großen Stücken verschluckt wird und keine oder nur schwache Riechstoffe in der Mundhöhle entwickelt. Der Schnabel dieser beiden Klassen ist jedenfalls eine Anpassung an die pflanzliche Ernährung. Das Riechvermögen der Vögel ist wie bei den Reptilien im allgemeinen nur gering, doch fehlen nach dieser Richtung noch genaue physiologische Versuche. Die geringe Größe der Lobi und Bulbi olfactorii (vgl. I, S. 548) spricht ebenfalls nicht dafür, daß es gut ent-

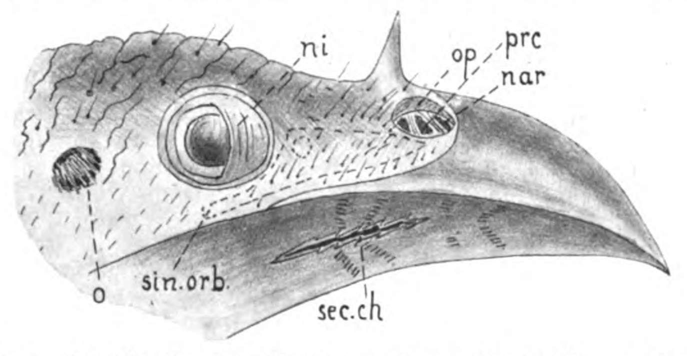


Fig. **314**. Geruchsorgan einer Truthenne, etwas unter nat. Gr. *sec.ch* sekundäre Choane, *nar* Eingang zum Vorhof, *op* Operculum des Nasenlochs, *prc* Präconcha, Vorhofmuschel, *sin.orb* Sinus orbitalis mit dem Eingang zur Postconcha, *ni* Nickhaut, *o* Gehöreingang. Orig.

wickelt ist. Manche Wildvögel lassen sich nur mit dem Winde anpirschen, andere verlassen ein Nest, dessen Eier mit den Fingern berührt worden sind.

Die meist runden oder ovalen äußeren Nasenlöcher liegen etwas vor oder an der Basis des Schnabelrückens, nur bei *Apteryx* sind sie sekundär bis an die Spitze des Schnabels gerückt, vielleicht weil der Kiwi seine Nahrung wittert. Sie sind in Form und Größe bei den verschiedenen Familien sehr verschieden: klein bei Singvögeln, groß bei den meisten Sumpf- und Raubvögeln (s. Flamingo I, **235** E, S. 262); in der Regel nackt oder auch von einer Schuppe (Operculum) bedeckt oder bei Raben, Staren und Lerchen von Federn zum Schutz gegen Schmutz. Eine Gruppe von Meeresvögeln wird als Tubinares bezeichnet, weil die Nasenlöcher in Röhren ausgezogen sind, und zwar sind bei den Albatrossen (I, **235** A, S. 258) beide Röhren getrennt, während sie bei den Sturmvögel vereinigt sind. Das Septum setzt sich in diese gemeinsame Röhre bis zur Spitze fort, nur bei Oceanites hat die Röhre eine gemeinsame Oeffnung. Die Nares sind bei *Pandion*, *Ardea*, *Larus* spaltförmig und können durch eine weiche Haut ge-

schlossen werden, um das Eindringen von Wasser zu verhüten. Bei Enten, Wasserhühnern, Kranichen, Reihern, Störchen u. a. fehlt die Scheidewand zwischen beiden Löchern („Nares perviae"), so daß die Vorhöfe hier miteinander zusammenhängen. Merkwürdigerweise sind die Nares bei *Sula* zugewachsen und der Vorhof und die hinterste Muschel fehlen, was auf eine starke Rückbildung des ganzen Organs infolge der Fischnahrung bzw. des Wasserlebens hinweist. Fig. **314** zeigt das Nasenloch einer Truthenne (*Meleagris galoppavo*). Es wird von oben von einem Horndeckel (*op*) zugedeckt und zerfällt in zwei vollständig voneinander getrennte Eingänge: der vordere (*nar*) ist das eigentliche Nasenloch und führt in den Vorhof, der hintere bedeutend größere führt in die mit Schleimhaut ausgekleidete Höhle der Vorhofmuschel und läßt in der Tiefe eine schräg nach unten steigende Falte erkennen. Der Schleim ist durchsetzt von Schmutzteilchen, welche wohl nur der Atemluft entstammen können. Da der Schnabel meist nach unten gehalten wird, wird der Schleim herabfließen und sich vor das Nasenloch legen und so als Filter der Atemluft dienen. Vielleicht dient diese feuchte Höhle auch, wie der Nasenspiegel der Säuger, zur Prüfung der Windrichtung. Fig. **312** stellt die Nase derselben Art von innen gesehen dar. Vorhof und eigentliche Nasenhöhle sind durch einen ventralen Querwulst (*s*) voneinander getrennt. In den Vorhof ragt von außen die große Muschel hinein, deren Hohlraum und Bedeutung wir soeben kennen gelernt haben. Sie wird von Knorpel gestützt und hängt hinten mit dem Querwulst zusammen (*a'*). Das Vorhofepithel, welches sie überzieht, ist nicht sensibel und trägt Cilien. In der Nasenhöhle liegt zu unterst die eigentliche Muschel (*C*), welche der Concha der Reptilien homolog ist. Beim Embryo wird sie von Riechepithel überzogen, später aber macht dieses gewöhnlichem Schleimepithel Platz. Hinten verbindet sie sich mit dem Septum (*c'*) und dahinter findet sich ein Spalt (*o*), welcher in den orbitalen Luftraum führt. Die Concha ist ein von der Außenwand entspringendes, von Knorpel gestütztes Blatt, welches zweimal eingerollt ist (**313**). Unter der Muschel öffnet sich der Tränennasengang. Beide primäre Choanen (*pr. ch*) liegen, durch das weiche Septum (*s*) getrennt, dicht nebeneinander und führen in die Gaumenhöhle (*gh*), welche durch die spaltförmige, von gezackten Rändern eingefaßte sekundäre Choane (*sec. ch*) mit der Mundhöhle kommuniziert. Die hintere oder obere Muschel (Postconcha) springt bei Hühnern halbkugelig in das Lumen vor (*b*) und trägt das Riechepithel. Sie wird daher auch als Riechhügel bezeichnet. Sie bildet gleichzeitig die Wand für einen außen liegenden, zum Orbitalsinus gehörigen Luftraum (*sin. orb.*). Im Vergleich mit den Sauriern (**301**) sind diese dorsale Erweiterung der Nasenhöhle mit dem Riechhügel und die Vorhofmuschel die für Vögel charakteristischen Bildungen. Die genannten Teile des Geruchsorgans zeigen in Größe und Gestalt bei den einzelnen Familien oft recht beträchtliche Verschiedenheiten. Die vordere Muschel (Praeconcha) fehlt bei dem Secretär und bei *Podargus cuvieri,* weil der Vorhof sehr klein ist. Auch bei *Buteo* und *Strix* ist dieser Abschnitt viel kleiner als die Nasenhöhle, und die sichelförmig gebogene Vorhofmuschel ist von mäßiger Größe. Stets hängt sie hinten mit dem Querwulst zusammen. Die mittlere Muschel (Concha) ist meist recht ansehnlich und verläuft horizontal oder schräg nach hinten oder unten geneigt; der Grad der Einrollung wechselt: einmal bei *Picus*, $1^1/_2$ bei *Gallus*, $2^1/_2$ bei *Anser*. Bei *Columba* ist sie

eine einfache, nicht eingerollte Falte und bei *Psittacus* hat sie die Form eines dicken ovalen Wulstes, während beim Wellensittich nur der Embryo eine Einrollung aufweist. Die hintere Muschel liegt über dem hinteren Ende der Concha und ist von sehr wechselnder Form (rundlich bei Hühnern, dreieckig bei Raubvögeln, länglich bei *Caprimulgus*). Sie ist sehr klein bei *Picus* und *Corvus* und fehlt bei *Columba*, *Sylvia*, *Fringilla*. Die Vögel besitzen eine Nasendrüse, welche am Nasenloch mit zwei Kanälen in den Vorhof einmündet und der äußeren Drüse (**304** *Gl. ext.*) der Reptilien homolog ist. Beide Kanäle vereinigen sich zu einem Ausführgang, welcher nach hinten zur Orbita läuft, an deren oberen Rand die Drüsen sich meist ausbreiten. Bei Papageien, Raub- und Sumpfvögeln kann sie in der Augenhöhle liegen, bei *Falco* in der Oberkieferhöhle. *Larus, Numenius, Sterna* besitzen sie zwischen den beiden Augen unter der Kopfhaut in einer Furche der Stirnknochen. Bei den Tauben ist sie winzig klein.

XI. Säuger.

1. Morphologische Grundzüge. Das Geruchsorgan der Säuger spielt beim Aufsuchen der Geschlechter und Wittern der Beute und der Feinde eine außerordentliche Rolle. Es ist daher höher entwickelt als bei irgendeiner anderen Klasse der Wirbeltiere, und die Nasenhöhle steht häufig der für das Gehirn bestimmten Schädelhöhle nur wenig an Umfang nach (**315**) oder übertrifft sie sogar noch (Schaf). Sie liegt bei niederen Säugern vor dem Gehirn (**315**). Je mehr aber dieses an Größe zunimmt, desto mehr überlagert es die Nasenhöhle, so daß diese

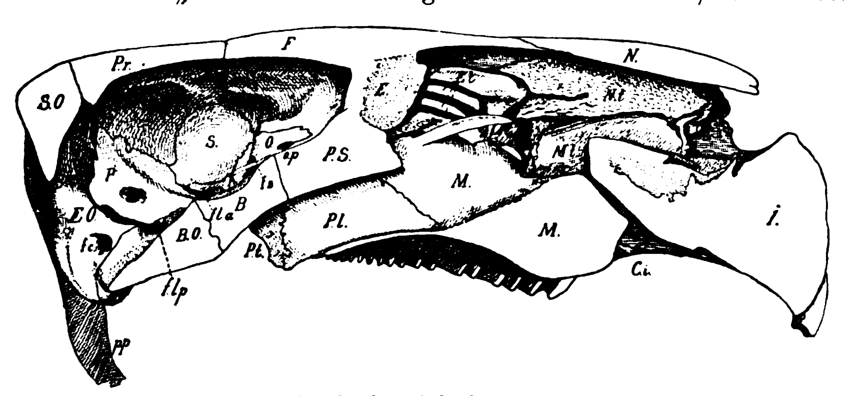


Fig. **315.** Längsschnitt durch den Schädel von *Hydrochoerus capybara* nach Weber. *B* Basisphenoid, *BO* Basioccipitale, *Ci* Canalis incisivus, *E* Lamina perpendicularis des Ethmoid, *EO* Exoccipitale, *Et* Ethmoturbinalia, *F* Frontale, *I* Intermaxillare, *M* Maxillare, *Mt* Maxilloturbinale, *N* Nasale, *Nt* Nasoturbinale, *O* Orbitosphenoid, *P* Petrosum, *Pl* Palatinum, *Pr* Parietale, *Ps* Präsphenoid, *Pt* Pterygoid, *S* Squamosum, *SO* Supraoccipitale.

mit ihrem hinteren Abschnitt eine subcerebrale Lage erhält (**319**). Sie wird im allgemeinen hinten begrenzt von dem Ethmoidknochen (**315** *E*) und dem darunter liegenden Präsphenoid (*Ps*), oben und seitlich vom Nasale (*N*) und Frontale (*F*), unten vom Maxillare (*M*) und Intermaxillare (*I*). Das Ethmoid besteht aus einer mittleren senkrechten Platte (Lamina perpendicularis, **315** *E*), an welche nach vorn sich das knorpelige Septum anschließt, und aus einer rechten und linken, von vielen

Löchern durchbohrten Siebbeinplatte (Lamina cribrosa, **316**, **327**), durch welche die Fäden des Olfactorius hindurchtreten. Nur bei *Ornithorhynchus* tritt der Riechnerv, wie bei Reptilien und Vögeln, durch ein Loch des Ethmoids hindurch. Die Siebbeinplatte hat bei niederen Säugern (**315**) eine ungefähr senkrechte Stellung; je mehr der Bulbus olfactorius sich über die Nasenhöhle hinüberschiebt, um so mehr neigt sie sich nach vorn (**316**, **324**), bis sie endlich beim Menschen (**319**) fast horizontal liegt. Das knorpelige Septum geht ventral in das Pflugscharbein (Vomer) über, welches als Belegknochen am unteren Ende des Septums paarig entsteht, später aber zu einer unpaaren Platte verschmilzt (**305** 6), und trennt zusammen mit der Lamina perpendicularis beide Höhlen vollständig voneinander. Die Nasenhöhle der Säuger hat wie bei den übrigen Vierfüßlern eine respiratorische und eine olfactorische Funktion. Ersterer dient die vordere Region mit den zwei Muscheln (Maxillo- und Nasoturbinale) und der Choanengang, letzterer die hintere bzw. obere Region mit den Siebbeinmuscheln (Ethmoturbinalia), welche allein von Riechepithel überzogen sind. Diese beiden Abschnitte sind aber nicht scharf voneinander geschieden. Zwischen dem äußeren Nasenloch und dem Maxilloturbinale breitet sich ein als Vorhof (Atrium oder Vestibulum) bezeichneter Raum

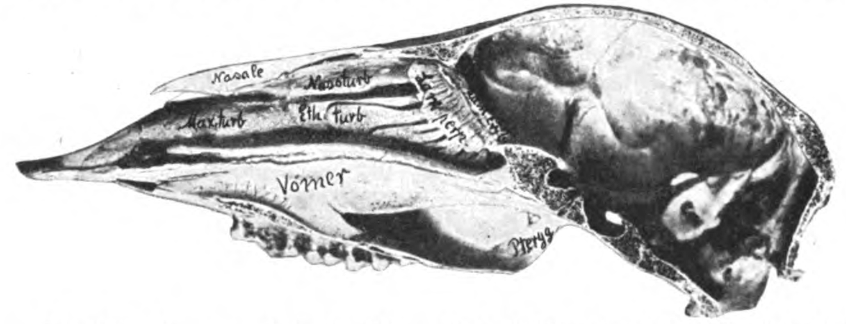


Fig. **316**. Nasenmuscheln des Rehs. *Eth.turb* Ethmoturbinalia, *Front* Frontale, *Lam.crib* Lamina cribrosa, *Lam.perp* Lamina perpendicularis, *Nas* Nasale, *Nasoturb* Nasoturbinale, *Maxturb* Maxilloturbinale. Orig.

aus, in dem das Epithel der äußeren Haut allmählich in das respiratorische Flimmerepithel übergeht. Die äußere Wand des Nasenloches wird durch zwei Knorpelplatten (Cartilagines alares, Flügelknorpel) gestützt, während im Dach des Vorhofes jederseits ein Seitenknorpel (Cartilago lateralis) liegt, welcher dorsal mit dem Septum zusammenhängt und hinten in das Nasenbein übergeht. Dieser nur von Knorpel gestützte vordere Abschnitt wird als „äußere Nase“ unterschieden. Bei den meisten Säugern bildet sie die gerade Fortsetzung der knöchernen Nase und hebt sich von ihr äußerlich nicht ab. Dies ist jedoch der Fall beim **Rüssel**, welcher an seinem vorderen Ende die beiden Nares trägt, und bei der Nase des Menschen und des Nasenaffen (**330**) mit ihren nach unten gekehrten Eingängen. Ein Rüssel tritt bei den verschiedensten Säugern in wechselnder Länge auf: bei *Hypsiprymnodon, Perameles, Choeropus* unter den Beuteltieren, *Sus, Saiga* unter den Artiodactylen, *Tapirus* unter den Perissodactylen, *Elephas* und Vorfahren unter den Proboscidea, *Cystophora*, *Macrorhinus* unter den Robben, *Nasua* unter den Carnivoren, *Sorex, Erinaceus*,

Talpa, Myogale, Gymnura, Macroscelides unter den Insektivoren, *Rhinopithecus, Nasalis* unter den Affen. Er dient meistens nur zum Fühlen und Riechen und ist nicht besonders beweglich. Durch Verkalkung des Septums entstehen die Rüsselknochen des Schweins und des Maulwurfs, durch die das Wühlen in der Erde erleichtert wird. Durch eine stark entwickelte Muskulatur dient der Rüssel beim Tapir und Elefanten sogar als Greiforgan. **316 A** zeigt, daß das Charakteristische des Rüssels die vergrößerte, horizontal oder abwärts verlaufende Vorderfläche der Oberlippe ist. Daher kann man auch nicht die Nase des Menschen (**319**) oder des Nasenaffen (**331**) als eine beginnende Rüsselbildung ansehen, denn bei ihnen hat sich das Dach der Nasenröhre dorsalwärts ausgebuchtet und kippt im Laufe der Ontogenie die senkrechten Nasenlöcher nach vorn in die Horizontale über, während die Vorderwand der Oberlippe sich nicht verändert.

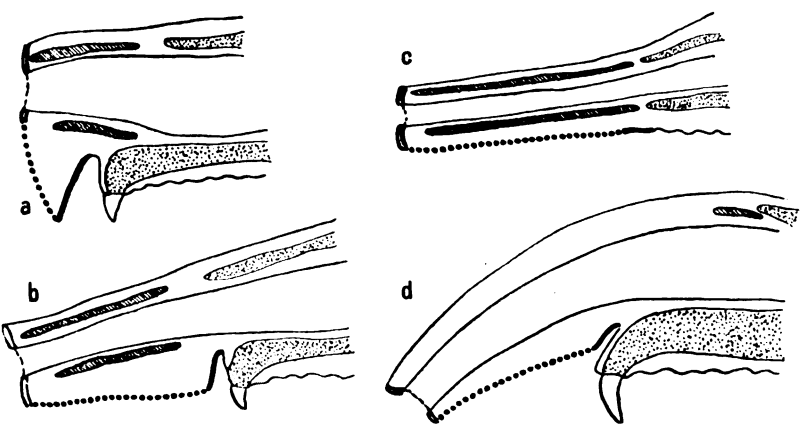


Fig. **316 A.** Schnauzen- und Rüsselbildungen der Säuger nach Boas. a Hundeschnauze. Rüssel: b vom Rüsselspringer (*Macroscelides*), c vom Nasenbär (*Nasua*), d vom Tapir. Einfache starke Linie = Schleimhautseite der Oberlippe. Doppelt starke Linie = Umgebung des Nasenlochs. Punktierte Linie = Vorderfläche der Oberlippe. Schraffiertes Feld = Knorpel. Punktiertes Feld = Knochen. Die Schnitte laufen sagittal durch eine Nasenröhre und lateral vom Knorpelseptum. Sie zeigen vorn den dorsalen und den ventralen Rüsselknorpel, welche mit Ausnahme von *Tapirus* und *Elephas* durch den ganzen Rüssel ziehen, und dahinter das Os nasale und das Os intermaxillare.

Die Säuger besitzen wie die Scinke, Krokodile und Vögel einen **sekundären Gaumen,** welcher vorn hart und hinten weich ist und die Nasenhöhle von der Mundhöhle trennt. Beim Embryo tritt zuerst eine Geruchsgrube auf, welche sich später nach hinten zu einem Blindsack verlängert, der schließlich mit seinem Hinterende in die Mundbucht durchbricht und so die primäre Choane erzeugt (**307, 308**). Durch diese Art der Entwicklung unterscheiden sich die Säuger etwas von den Sauropsiden, bei denen eine Nasenrinne gebildet wird, welche sich ventral schließt bis auf das äußere Nasenloch und die primäre Choane. Dieser Modus ist sicherlich der ursprüngliche, denn er findet sich auch bei *Echidna*. Das Verhalten der übrigen Säuger ist als eine Modifikation desselben anzusehen, welche dadurch entsteht, daß die Verwachsung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes (**307**) das Hinterende der Nasenrinne in einen Blindsack verwandelt, der dann sekundär

durchbricht, nachdem der Oberkiefer und der Stirnfortsatz sich vereinigt haben. Die Aehnlichkeit mit den Amphibien (s. S. 306) ist also nur eine äußere, denn bei diesen wächst die Nasengrube von Anfang an als Blindsack nach hinten unabhängig von Oberkiefer und Stirn. Die primäre Choane der Säuger ist ein sehr langer Spalt, ungefähr von der Größe des respiratorischen Abschnittes (**321** von *P*—*a*). Indem nach außen von ihr eine Falte (Gaumenfalte, *Gf*) auftritt, welche nach innen zu vorwächst und sich mit der der Gegenseite vereinigt (vgl. S. 312), entsteht der sekundäre Gaumen, welcher einen Teil der Mundhöhle, die Gaumenhöhle, der Nasenhöhle angliedert. In ihn wächst vorn ein Fortsatz des Maxillare, dahinter ein solcher des Palatinum ein, während noch weiter nach hinten der Gaumen weich bleibt und sich als ein Gaumensegel (Velum palatinum) zur Zungenwurzel herabsenkt (**319**). Die Gaumenhöhle ist zuerst unpaar, zerfällt aber dann in zwei Choanengänge, Ductus nasopharyngei, indem das Vomerseptum sich nach hinten bis zur Schädelbasis (Präsphenoid) verlängert, wodurch zwei sekundäre Choanen gebildet werden. Diese Gänge werden von den Palatina und dem Vomer gestützt (**305** 6) und sind meist nicht lang. Nur bei *Echidna* und noch mehr bei *Myrmecophaga* reichen sie weiter nach hinten, da die lange zur Ameisennahrung dienende Zunge den Kehlkopf nach hinten schiebt. Bei letzterer Gattung beteiligen sich dann auch die Pterygoide an der Umhüllung des Ductus. Die Palatina bilden ursprünglich nur den Boden der Choanengänge (Kaninchen, Tapir u. a.), auf höherer Stufe umgreifen sie sie auch lateral und dorsal (Cerviden, Carnivoren, Schwein, *Hyrax* u. a, **305** 6). Der harte Gaumen vereinigt sich vorn mit einem vom Zwischenkiefer ausgehenden Fortsatz, so daß also die ventrale Wand der Nasenhöhle vom Intermaxillare, Maxillare und Palatinum gebildet wird (**315**). Nur das vorderste Ende der primären Choane bleibt offen, indem hier die Verwachsungen unterbleiben. So finden wir vorn am harten Gaumen zwei sehr verschieden weite Canales incisivi s. Ductus nasopalatini (**315**, **321** *c. i*). welche von zwei Schleimhautkanälen [STENOschen[1]) Gängen] ausgefüllt werden. In diese Gänge münden die JACOBSONschen Organe, welche demnach ihre altererbte Lage zur primären Choane beibehalten haben, obwohl sie vielfach stark rückgebildet sind. Die Foramina incisiva fehlen nur den Walen, Robben, einigen Fledermäusen und dem erwachsenen Menschen. Diese dritten Nasenlöcher sind also eine für die Säuger sehr charakteristische Bildung.

Das auffallendste Merkmal der Säugernase ist die riesige Entfaltung der **Muscheln.** Zu der einen Muschel, welche den Sauriern zukommt (**302**, **304** bei C) und die uns bei Säugern als Maxilloturbinale wieder begegnet, kommen Neuerwerbungen in Gestalt des Nasoturbinale und der Ethmoturbinalia. Die Muscheln zerfallen nach ihrer ontogenetischen Entstehung in laterale Bildungen (Maxillo- und Nasoturbinale) und in mediale (die Siebbeinmuscheln), welche aus den hinteren Partien der septalen Wand in wechselnder Zahl hervorgehen und später lateralwärts rücken. Das Maxilloturbinale (Concha inferior) ist die Nasenmuschel im engeren Sinne und ohne Zweifel homolog der Concha der Saurier. Die untere Muschel entspringt im fertigen Zustand vom

1) NIKOLAUS STENO, 1638—1687, Entdecker der Muskelkontraktion, Arzt, Anatom und Geologe. Die häufig gebrauchte Bezeichnung „STENSONsche Gänge“ ist unrichtig gebildet.



Oberkiefer, wird aber wie alle Muscheln als selbständiger Knorpel angelegt, welcher später verknöchert und mit dem benachbarten Knochen verwächst. Jede Muschel besteht aus einer Basallamelle, welche ursprünglich in eine doppelte Einrollung (**320** A) ausläuft; durch allmähliche Rückbildung (B) sind daraus einfach gerollte oder hakenförmige (E, F) Formen geworden, während die gefalteten (C) und dendritischen (**320** D und **326**) Muscheln als progressive Veränderungen anzusehen sind. Die untere Muschel trägt Flimmerepithel, welches nicht zum Riechen dient und vom Trigeminus versorgt wird. Sie kommt konstant bei allen Säugern mit Ausnahme des afrikanischen Elefanten und der Zahnwale vor, aber so, daß verschiedene Formen in einer Ordnung beobachtet werden und durch Uebergänge verbunden sein können. So besitzen unter den Carnivoren die Ursiden, Caniden,

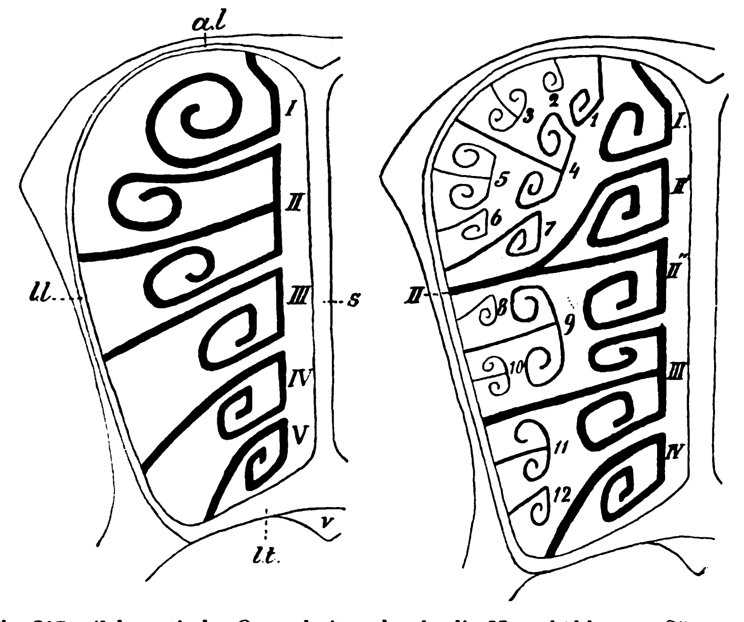


Fig. 317. Schematische Querschnitte durch die Nasenhöhle von Säugern dicht vor und parallel zu der Siebplatte, nach PAULLI. Links einfacher Typus ohne Ectoturbinalia, rechts komplizierter Typus, etwa wie bei Hirschen und Rindern, mit medialer und lateraler Reihe von Ecturbinalia (*1—12*) und Endoturbinalia (*I—V*). *al* Ala oder Dorsalwand, *ll* Lamina lateralis, *lt* Lamina terminalis, *S* Septum, *V* Vomer.

Musteliden ästige, die Hyäniden und Feliden eingerollte Nasenmuscheln. Ganz enorm ausgebildet ist die Verästelung bei den unteren Muscheln der Robben, deren Ethmoturbinalia so kurz sind, daß das Riechvermögen wie bei vielen Wassersäugern rückgebildet sein wird. Da die Robben meist im hohen Norden leben, so bedürfen sie wahrscheinlich einer intensiven Erwärmung der Atemluft. Gefaltete Nasenmuscheln finden sich bei Igel, Tapir, manchen Nagern. Das Maxilloturbinale liegt so am Eingang der knöchernen Nasenhöhle, daß die ganze Atemluft durch ihre Spalten hindurchstreifen muß. Sie dient daher zum Anwärmen und zum Reinigen derselben. Dorsal von ihr liegt das meist viel kleinere Nasoturbinale (**315**, **316**), welches so genannt wird, weil es mit dem Nasale verwachsen ist und dieses häufig in ganzer

Länge begleitet. Nach hinten zu verlängert es sich meist bis über die Ethmoturbinalia, zu denen es von manchen Forschern gerechnet wird, weil es in seinem hinteren Abschnitt Riechepithel trägt. Vorn aber geht dieses in gewöhnliches Flimmerepithel über und wird hier vom Trigeminus innerviert. Die Ontogenie zeigt, daß es eine laterale Bildung ist, welche mit den Siebbeinmuscheln nichts zu tun hat und als eine Neuerwerbung der Säuger anzusehen ist. Sein Hinterende springt häufig kegel- oder hakenförmig nach unten vor (Proc. uncinatus). Den kompliziertesten Bau zeigen die Ethmoturbinalia, welche hinten mit der Siebbeinplatte und seitlich mit der Seitenwand (**317** *ll*) der Ethmoidhöhle zusammenhängen. Sie zerfallen in die Endoturbinalia (I—V) und in die kleineren Ectoturbinalia (1—12), welche bei Beuteltieren, Insektenfressern und Fledermäusen in einer Reihe, bei Huftieren, Fleischfressern, Robben, Nagern u. a. in einer lateralen und einer medialen Reihe (**317**, rechts) auftreten. Die Ectoturbinalia fehlen noch dem Schnabeltier und verschwinden zuerst bei der Reduktion des Ge-

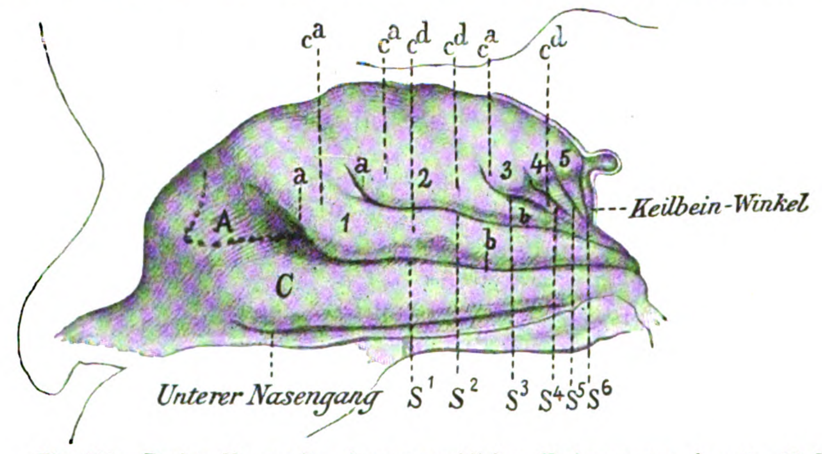


Fig. 318. Rechte Nasenseite eines menschlichen Embryos aus dem 9.—10. Monat, mit 6 Hauptfurchen (S^1—S^6), wodurch 5 Hauptmuscheln (*1*—*5*) umgrenzt werden. Jede Furche besteht aus einem aufsteigenden (*a*) und einem horizontalen Teil (*b*), wodurch 2 Schenkel (c^a, c^d) gebildet werden. Letzterer ist die phyletisch jüngere Bildung. Nach Killian.

ruchsorgans (Primates, Prosimii). Sie sind daher als spätere phyletische Bildungen anzusehen. Die Zahl der Ethmoturbinalia wird bestimmt durch die Zahl der vom Siebbein abgehenden Basallamellen, welche mehrere Seitenlamellen tragen und am freien Ende in ein oder zwei Einrollungen übergehen können. Alle diese Vorsprünge werden vom Riechepithel überzogen. Von den Endoturbinalia scheinen ursprünglich fünf vorhanden gewesen zu sein, wie noch jetzt bei Marsupialen. Ihre Zahl kann sich vergrößern und ist bei *Orycteropus* sogar bis auf elf gestiegen. Sie liegen stets in einer Reihe über- oder hintereinander. Bei Rückbildung des Geruchsorgans sinkt ihre Zahl auf zwei (manche Prosimii) oder eins (manche Catarrhini), um bei den Zahnwalen ganz zu fehlen. Die Einrollungen der Endoturbinalia werden als Riechwülste bezeichnet. Ihre Zahl und Ausbildung schwankt, je nach der Riechfähigkeit oft bei nahen Verwandten. Nur bei den Carnivoren zeigen sie größere Konstanz. Die folgende Uebersicht zeigt, welche Ver-

schiedenheiten schon innerhalb der Huftiere vorkommen. Es besitzen, wenn das Nasoturbinale den Endoturbinalia zugerechnet wird:

Ruminautia	5	Endoturbinalia	mit	6	Riechwülsten	und	13—20	Ectoturbinalia
Schwein	7	„	„	8	„	„	20	„
Dicotyles labiatus	8	„	„	8	„	„	9	„
Tapirus americanus	7	„	„	8	„	„	12	„
Rhinoceros sondaicus	6	„	„	8	„	„	20	„
Pferd	6	„	„	6	„	„	31	„

Die Vermehrung der Endoturbinalia erfolgt durch Spaltung einer Basallamelle, wie ein Vergleich verwandter Arten (Tapir, Rhinoceros) erkennen läßt.

Fig. **319**. Sagittalschnitt durch die Nase und Mundhöhle des erwachsenen Menschen. *I* Concha inferior (Maxilloturbinale), *II* Concha media (Ethmoturbinale I), *III* Concha superior (Ethmoturbinale II), *bc* Mund, *lg* Zunge, *os* Ohrtrompete, *sn'* Stirn-, *sn''* Keilbeinhöhle, *vi*, *vii* erster und zweiter Halswirbel. Aus WIEDERSHEIM.

Für das Geruchsorgan der Säuger sind gewisse **Nebenhöhlen** sehr charakteristisch, welche den Schädel mehr oder weniger pneumatisch machen. Sie stehen mit der Nasenhöhle in offener Verbindung, werden von Schleimhaut ausgekleidet und können einen Teil der Ethmoturbinalia beherbergen. Die größte und verbreitetste unter ihnen ist der Sinus maxillaris (Oberkieferhöhle, HIGHMORE's Höhle **329** *Kf*), welcher sich oberhalb des Maxilloturbinale in die Nasenhöhle öffnet und bei manchen Säugern einige Ectoturbinalia aufnimmt. Bei Ungulaten und

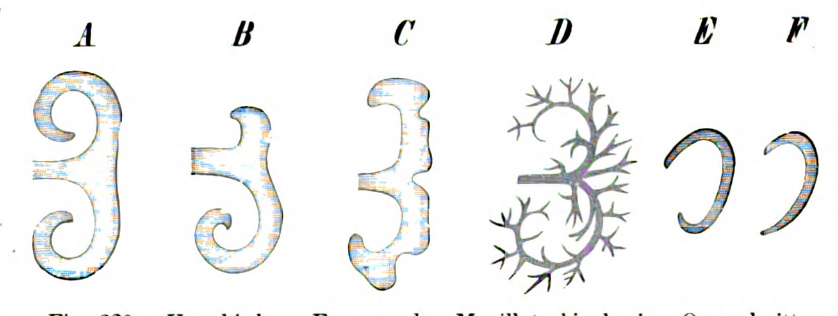


Fig. **320**. Verschiedene Formen des Maxilloturbinale im Querschnitt, nach ZUCKERKANDL. **A** ursprünglich doppelt eingerollte Form. **B** Umwandlung zur einfachen Einrollung. **C** gefaltete Form. **D** dendritische Form. **E**, **F** einfache Einrollung.

Elefanten (**327**) dehnt er sich auf die benachbarten Knochen aus. Er fehlt bei Robben und Walen. Die Nasenhöhle setzt sich dorsal in den Sinus frontalis (Stirnhöhle, **319** *sn'*, **329** A, *sin.fr*), ventral als Sinus sphenoidalis in das Prä-, zuweilen auch noch in das Basisphenoid fort (*sn''*). Solche nasalen Nebenräume fehlen noch den

Monotremen. Sie sind stark entwickelt bei großen Tieren, namentlich bei Huftieren und Elefanten (**327**, **328**), und ihre Hauptaufgabe besteht darin, die Schädeloberfläche und Masse im Anpassung an Muskeln, Zähne, Geweihe u. dgl. zu vergrößern, ohne sie doch beträchtlich schwerer zu machen. Die Beziehungen zur Nasenhöhle sind daher erst sekundärer Art. Bei vielen größeren Säugern (Ungulaten, Carnivoren, Menschen, Elefanten) kommen hierzu noch kleinere Höhlen, sog. Siebbeinzellen, Cellulae ethmoidales, welche zwischen den Ethmoturbinalia entspringen und sich lateral und dorsal verschieden weit in die umgebenden Knochen ausdehnen. Beim Menschen werden sie als Cellulae anteriores und posteriores (**329** A, *ca*, *cp*) unterschieden. Wie aus der Erklärung von **328** und aus **327** hervorgeht, sind sie namentlich beim Elefanten erstaunlich entwickelt.

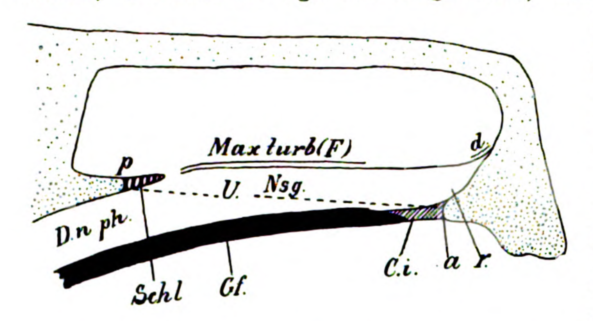


Fig. **321**. Schematisierter Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines Säugers. *P......a* primäre Choane, *Schl* Schlußplatte, *C.i* Canalis incisivus, *Gf* Gaumenfalte, *U.Nsg* unterer Nasengang, *Maxturb(F)* Maxilloturbinale, *d* dessen vordere Verlängerung, *D.nph* Ductus nasopharyngeus. Aus Weber.

Das **Jacobsonsche Organ** (Organon vomeronasale) oder Nasenbodenorgan kommt den meisten Säugern zu und wurde bei ihnen zuerst von L. Jacobson 1811 entdeckt; es ist aber in Rückbildung begriffen, denn es ist besonders entwickelt bei niedrig stehenden Ordnungen (Monotremen, Marsupialen, Insectivoren, Rodentia), aber auch bei Carnivoren (beim großen Hund 3 cm lang) und Huftieren (Schaf 7 cm, Rind 15 cm, Pferd ca. 18 cm lang) gut ausgebildet, während es bei spezialisierter Lebensweise (Robben, manche Fledermäuse) verkümmert und bei Altweltsaffen und Walen vollständig verschwunden ist. Näheres über die Ursachen s. später. Der Mensch besitzt noch embryonale Reste (**322**) im Septum. Das Jacobsonsche

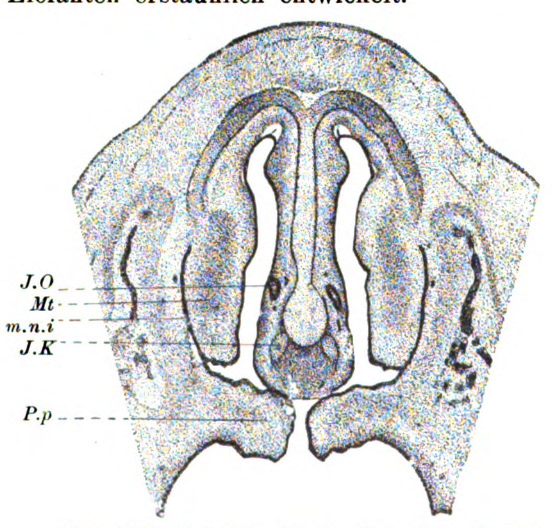


Fig. **322**. Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 28 mm Länge, nach Peter. *J.O* Jacobsonsches Organ, *J.K* Jacobsonscher Knorpel, *m.n.i* Meatus narium inferior, *Mt* Maxilloturbinale, *Pp* Processus palatinus.

Organ der Säuger ist ein horizontal verlaufender und vorn ausmündender Schlauch unter dem Boden der Nasenhöhle neben dem Septum (**323**), dessen mediale Wand ein hohes Sinnesepithel trägt, während die laterale von einem kubischen Epithel in 1—2 Lagen bedeckt wird. Er wird umgeben von einem medialen, schüsselförmigen oder auch wohl röhrenförmigen (**323**) Knorpel, welcher wegen seiner Lage als paraseptaler oder JACOBSONscher Knorpel (*C.J*) bezeichnet wird. Dieser tritt selbständig auf, kann aber mit der lateralen Knorpelkapsel verwachsen. Er verknöchert bei *Sorex*. Bei *Ornithorhynchus* springt er muschelförmig (*m*) gebogen gegen das Lumen vor, so daß ein ventraler Wulst gebildet wird wie bei manchen Reptilien (**301**), deren Knorpel aber ein Teil der Nasenkapsel ist. *Echidna* (**323** C) besitzt diese Muschel in etwas einfacherer Form, während sie bei allen übrigen Säugern fehlt. Der Wulst selbst hat gewöhnliches Flimmerepithel, während die mediodorsale Decke das von einem Seitenast des Olfactorius versorgte Sinnesepithel trägt. Bei Beutlern und *Tupaia* kommt auch ein Knorpel in der Papille zwischen den Mündungen der Canales nasopalatini vor. Letztere Gattung, die den Insectivoren und Prosimiern nahesteht, hat ferner einen lateralen Knorpel, der auch *Dasypus*, *Orycteropus* und einigen Nagern zukommt, aber höheren Säugern fehlt. Das Hinterende des JACOBSONschen Organs nimmt bei niederen Säugern eine oder zwei Drüsen auf und erinnert dadurch an die Amphibien (**295** *Gl. jac*), und außer ihnen finden sich zuweilen noch kleinere Drüsen am oberen oder unteren Rande, so daß das Lumen immer von Sekret erfüllt ist. Dazu kommen andere **Nasendrüsen**, welche in Zahl und Anordnung oft bei nahen Verwandten sehr wechseln und wie auch der Tränennasengang in den vordersten Teil der Nasenhöhle einmünden. Fast bei allen Ordnungen findet sich eine innerhalb der Knorpelkapsel liegende laterale sog. STENOsche Drüse, deren Ausführgang ziemlich parallel dem Ductus lacrimalis nach vorn zum Naseneingang läuft. Der Mensch besitzt sie nur auf frühen Embryonalstadien (20—70 mm Länge) als vorübergehende kleine Einstülpung etwas vor der Anlage des rudimentären Nasoturbinale. Auch beim Rind atrophiert sie embryonal. Wegen ihrer Lage und Ausmündung kann man sie mit der äußeren Nasendrüse der Reptilien (**304** *Gl.ext*) homologisieren. Extrakapsuläre Drüsen sind namentlich bei niederen Säugern beobachtet worden, so eine laterale bei Beuteltieren, 16 kleinere laterale bei der Maus und ein Paket von 2 oder mehr medialen Drüsen (4 bei der Maus) im Septum dicht über dem primären Gaumen. Alle diese intra- und extrakapsulären Drüsen erzeugen ein seröses Sekret, welches die Wände der Nasenhöhle durch Verdunstung feucht erhält. Es sammelt sich am Boden der Höhle an und fließt durch die primäre Choane ursprünglich ab. Nach Bildung des sekundären Gaumens erhält sich jederseits ein Ductus nasopalatinus (Canalis incisivus, **315** *c.i*) mit dem STENOschen Gang für diesen Abfluß. Wir verstehen jetzt, daß das septale JACOBSONsche Organ die phyletische Neigung hat, mit seiner Mündung in diesen Ductus hinabzusteigen, denn in ihm als der tiefsten Stelle sammelt sich Drüsensekret an und kann in dieses Organ eindringen.

Ursprünglich muß diese Mündung in oder neben dem Septum in die Nasenhöhle erfolgt sein, wie noch jetzt bei Nagern, *Dasypus*, unter den Edentaten bei *Tatusia* und *Tamandua*, und bei dem rudimentären Organ des Menschen (**322**). Der Beutler *Trichosurus vulpecula* zeigt



den Porus am Uebergange in den Ductus. Bei Monotremen, *Sorex, Orycteropus* und *Mustela* mündet das Organ in dessen oberes Ende, bei *Didelphys*, Schwein, Hund, *Mycetes* in die Mitte, bei Lemur, Rind und Schaf in das untere Ende. Bei mikrosmatischen Säugern finden wir in der Regel eine geringere Ausbildung dieser Drüsen und daher eine Rückbildung oder einen Verschluß (Mensch) der STENOschen Gänge, weil diese dem Sekretabfluß dienen. Damit kann eine Rückbildung des JACOBSONschen Organs Hand in Hand gehen. Jedoch zeigen beide Organe sich bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander. Bei den Robben, Walen, einigen Fledermäusen und dem erwachsenen Menschen hat der Verlust mehr oder weniger zu einem Verschluß des Ductus geführt. Bei den Walen sind aber die oralen Oeffnungen der STENOschen Gänge noch vorhanden. Bei Altweltaffen (*Cercopithecus, Inuus*) und gewissen Chiropteren (*Pteropus*) ist das JACOBSONsche Organ verschwunden, aber der Ductus hat sich unverändert erhalten. Pferd, Kamel und Giraffe zeigen ein trichterförmig erweitertes nasales Ende des Ductus, in den das gut entwickelte JACOBSONsche Organ einmündet, während das orale Ende verschlossen ist, so daß also eine Verbindung mit der Mundhöhle fehlt. Für das Verständnis der Funktion des JACOBSONschen Organs der Säuger ist wichtig, daß es immer mit Schleim gefüllt ist und daß in der lateralen Wand sich fast immer eine starke Vene befindet, die häufig in ein Schwellgewebe von vielen Gefäßen aufgespalten ist, zwischen denen sich glatte Muskeln und elastische Fasern ausbreiten. Wenn dieses Gewebe, welches der lateralen Wand des umhüllenden Knorpels angeheftet ist, sich zusammenzieht, so muß sich das Lumen des Organs erweitern und Sekret von außen aufsaugen, welches sich im Munde oder in der Nase mit Riechstoffen beladen hat. Später wird es von dem Sekret der JACOBSONschen Drüsen wieder verdrängt. Es scheint daher solche Riechstoffe wahrzunehmen, die sich mehr in einer Flüssigkeit als in einem gasförmigen Medium anreichern. Vgl. auch S. 356.

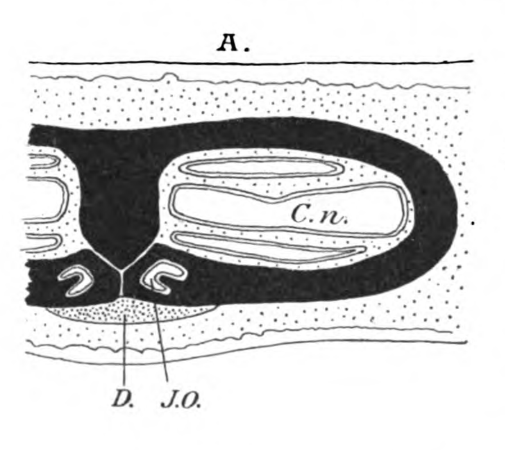
Der **Tränenkanal** mündet bei den Säugern unter dem Maxilloturbinale (Schwein, Mensch, **700**) in die Nasenhöhle ein oder weiter nach vorn neben oder in dem Nasenloch (Pferd, Wiederkäuer, Carnivoren).

Aus vorstehender Schilderung ergibt sich, daß das Geruchsorgan der Säuger manche Besonderheiten besitzt: die nicht selten teilweise Verlagerung unter die Schädelhöhle, die Lamina cribrosa, die als Neuerwerbungen anzusehenden Ethmoturbinalia und das Nasoturbinale, die häufig sehr komplizierte Aufrollung der Muscheln, die Verbindung der Nasenhöhle mit verschiedenen lufthaltigen Räumen des Schädels, laterale und andere Nasendrüsen, die STENOschen Gänge für den Schleimabfluß und die Ausmündung der vielfach in Rückbildung begriffenen JACOBSONschen Organe. In der Gaumenbildung (**305**, 6) und in der Verlagerung der sekundären Choanen nach hinten stimmen die Säuger durch Konvergenz überein mit den Krokodilen. Ontogenetisch weicht das Geruchsorgan von den Sauropsiden dadurch etwas ab, daß die primäre Choane durch Durchbruch in die Mundhöhle entsteht.

2. Besondere Verhältnisse bei einigen Ordnungen der Säuger. Das Riechvermögen ist bei den einzelnen Ordnungen der Säuger sehr verschieden ausgebildet; den makrosmatischen Familien mit guter Ausbildung des Organs, welche die Ueberzahl bilden, stehen die mikrosmatischen Primaten mit rückgebildetem Organ und die anosmatischen Zahnwale gegenüber. Wir erwähnen daher noch folgende Einzelheiten.



a) Monotremen. Die Nares von *Echidna* liegen an der Spitze der schnabelartig verlängerten Schnauze, etwas über deren Vorderrand. Das Maxilloturbinale ist verhältnismäßig einfach gebaut, indem die Basallamelle sich in 4 kurze breite Aeste spaltet, zwischen denen Furchen liegen. Zwei von diesen treten bei Seitenansicht hervor (**324**). Darüber liegt das kleine Nasoturbinale. Die 7 Endoturbinalia mit 8 Riechwülsten folgen fast vertikal hintereinander unter der Vorderbucht der Schädelhöhle mit dem großen Lobus olfactorius, und jedes



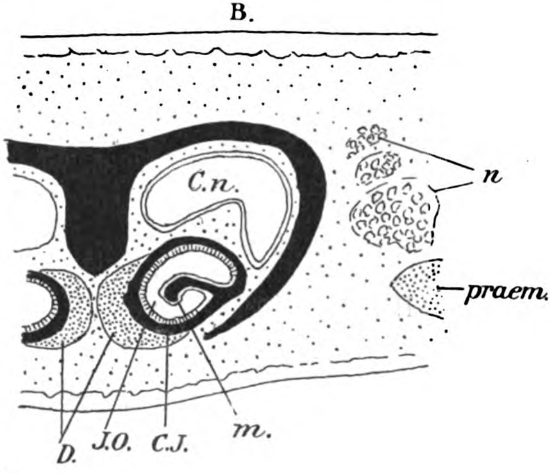
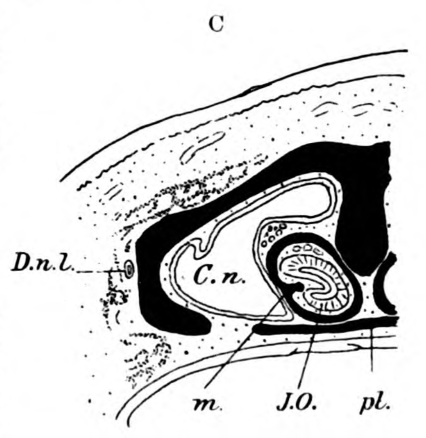


Fig. **323**. Querschnitt durch die Nasenhöhle (*C.n*) und das JACOBSONsche Organ (*J.O*) von *Ornithorhynchus* nach SYRMINGTON. **A** vor, **B** hinter dem Can. incisivus. **C** von einer jungen *Echidna aculeata* (21 cm Länge) nach PARKER. *D* hantelförmiger Knochen, *C.J* JACOBSONscher Knorpel, *m* Muschel, *n* Nerv, *praem* Prämaxillare, *pl* Knorpelplatte im sekundären Gaumen.



spaltet sich fingerförmig in mehrere Blätter. Nach außen von ihnen finden sich 17 in zwei Reihen angeordnete Ectoturbinalia. Der nächtlich nach Ameisen und anderen Kleintieren suchende Ameisenigel gehört also sicher zu den makrosmatischen Säugern, und sein Geruchsorgan zeigt keinen primitiven Charakter der Ethmoturbinalia. SEMON beobachtete, daß ein Ameisenigel, der ungefähr eine Meile in einer Kiste von seinem Nest verschleppt wurde, zu diesem in gerader Richtung zurückkehrte, was ein erstaunlich feines Riechvermögen beweist. Die horizontale, sehr lange und breite Lamina cribrosa zeigt das gewöhnliche Verhalten mit vielen Löchern. Gerade hinter dem JACOBSONschen Organ stehen die beiden Nasenhöhlen unter dem Septum durch einen Querspalt miteinander in Verbindung, was auch für *Ornithorhynchus* gilt. Ueber dieses Organ selbst vgl. das oben Gesagte. Pneumatische Räume fehlen, wie auch beim Schnabeltier.

Ornithorhynchus. Die 2 runden Nares sitzen dicht nebeneinander um $^1/_3$ Schnabellänge hinter dem Vorderrand des Schnabels, damit sie

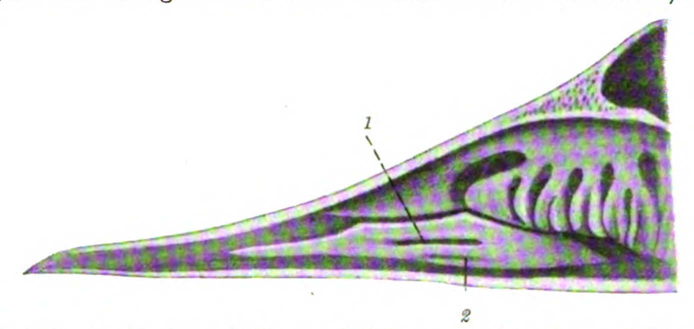


Fig. 324. Rechte Nasenhöhle von *Echidna aculeata typica* nach ZUCKERKANDL. *1* und *2* die beiden Furchen des Maxilloturbinale. Darüber vorn das Nasoturbinale und hinten die vordersten Ethmoturbinalia unter der Schädelhöhle.

beim Gründeln im Schlamm sich nicht verstopfen. Ein Sphincter, wie ihn andere Wassersäuger haben, scheint zu fehlen. Ganz vorn ist aber die Nasenhöhle durch zwei horizontale Scheidewände in drei übereinander

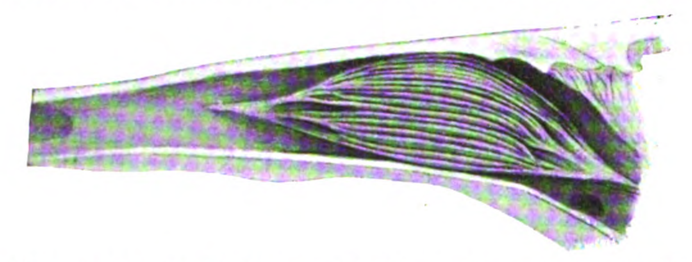


Fig. 325. Rechte Nasenhöhle von *Ornithorhynchus* mit dem Maxilloturbinale. Vergr. $^2/_1$. Nach ZUCKERKANDL.

liegende Kammern geteilt, von denen die obere und die untere hinten blind endigen (**323** A). Vielleicht füllen sie sich beim Tauchen mit Wasser und bewirken den Verschluß. Das Maxilloturbinale zeigt in der Seitenansicht (**325**) 17 Leisten, welche vorn und hinten sich vereinigen. Der Querschnitt bietet infolge vieler sekundärer und tertiärer Lamellen ein sehr kompliziertes Bild (**326**). In Anpassung an das Wasserleben scheint das Riechvermögen gering zu sein, denn es sind nur 3 Endoturbinalia mit 4 Riechwülsten vorhanden, während die Ecto-

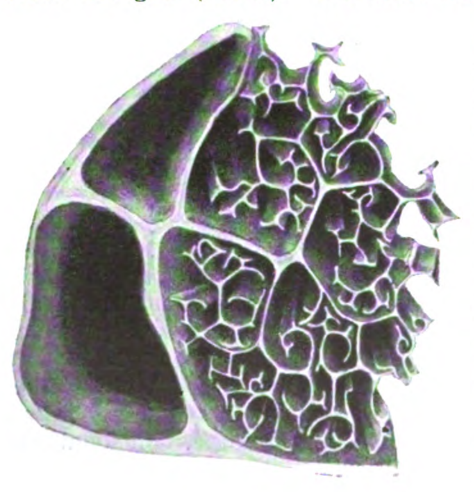


Fig. 326. Querschnitt durch das Maxilloturbinale von *Ornithorhynchus*. Vergr. $^8/_1$. Nach ZUCKERKANDL.

turbinalia fehlen. Eine eigentliche „Siebplatte“ ist nicht vorhanden, denn der Olfactorius tritt, wie bei niederen Wirbeltieren, durch ein Loch des Siebbeins hindurch. Das JACOBSONsche Organ mündet in den STENOschen Gang, dehnt sich aber von hier noch etwas nach vorn aus. Ueber seine Muschel vgl. das oben Gesagte (**323** B, *m*). Zwischen den beiden Organen liegt noch ein kleiner, hantelförmiger, aus paariger Anlage entstehender Knochen (Praevomer, Os paradoxum), welcher bei anderen Säugern als ein Processus praevomeralis des Zwischenkiefers zwischen den beiden Canales incisivi auftritt (**323** D).

b) Marsupialier. 4 Endoturbinalia, dazu Ectoturbinalia in wechselnder Zahl (1 bei *Phascolarctus,* 4 *Didelphys*, *Dasyurus macropus*). Pneumatische Räume fehlen den meisten Arten, bei *Phascolarctus* sind sie vorhanden. Bei *Perameles* und *Trichosurus* verlängert sich das JACOBSONsche Organ etwas über die Mündung nach vorn hin, wie beim Schnabeltier.

c) Ungulata. Ueber die Zahl der Turbinalia vgl. das oben Gesagte. Charakteristisch ist die starke Pneumatisation des Nasoturbinale (Wiederkäuer, Schwein), welche beim Kamel und Lama auch auf die Ethmoturbinalia übergreift. Beim Pferd wird das Nasoturbinale und das erste Ethmoturbinale von der Kieferhöhle aus pneumatisiert. Diese Tatsachen erklären sich daraus, daß der ganze Schädel der Huftiere, namentlich der großen Arten, sehr reich an Höhlen ist, welche sich beim Rhinozeros und Rind fast über den ganzen Schädel ausbreiten. Mit abnehmender Größe der Arten verringert sich die Zahl und der Umfang der Höhlen, und bei der kleinsten Form, *Tragulus*, treffen wir nur den Sinus maxillaris an. Eine Ausnahme macht das Nilpferd, dessen riesiger Schädel nur wenige Höhlen aufweist.

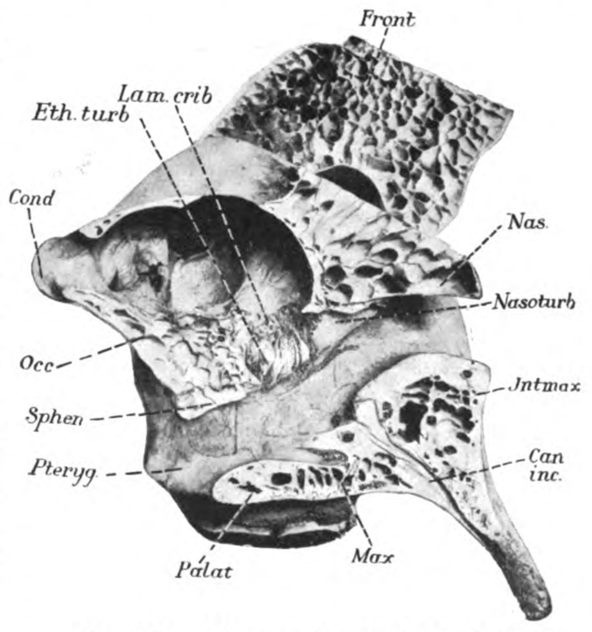


Fig. **327**. Medianer Durchschnitt durch den Schädel eines indischen Elefanten mit den Nasenmuscheln. *Eth* Ethmoturbinalia, *Lam.crib* Lamina cribrosa, *Maxturb* Maxilloturbinale, *Nasoturb* Nasoturbinale. Orig.

Als Beispiel einer besonders hoch spezialisierten Nase sei der des Elefanten gedacht. Der muskulöse Rüssel dient nicht nur als Greiforgan, sondern auch zum Trinken. Größere Gegenstände werden mit dem Rüssel umschlungen, während kleine mit der Rüsselspitze wie mit zwei Fingern erfaßt werden, indem über und unter den beiden äußeren Nasenlöchern sich die Haut kegelförmig verlängert. Beim afrikanischen Elefanten sind beide Nasenfinger ungefähr gleich groß, und er ist so

geschickt, daß er selbst kleine Münzen direkt erfassen kann. Beim Indier ist der obere Finger viel größer als der untere, und er muß kleine Gegenstände erst von der Seite zwischen sie schieben. Beide Nasenkanäle durchziehen den ganzen Rüssel und sind an der Basis sackartig erweitert, wahrscheinlich um hier beim Trinken das Wasser aufzuspeichern, welches darauf in den Mund gespritzt wird. Die Nasenhöhle durchsetzt den Schädel als ein stark nach oben aufgerichteter Kanal, welcher ungefähr einen Winkel von 45° mit der Horizontale bildet. Von hier aus setzen sich zahlreiche pneumatische Räume fast in alle Schädelknochen fort (327), um die nötige Knochenmasse für den Ansatz der Rüsselmuskulatur und für das Tragen der Stoßzähne und Backzähne zu erzeugen und dabei gleichzeitig das Gewicht möglichst herabzusetzen. Dieses ganze Labyrinth von Höhlen und Kanälen ist von der Schleimhaut der Nasenhöhle ausgekleidet und liefert dadurch ein schönes Beispiel von **Funktionserweiterung**. Das Maxilloturbinale fehlt beim afrikanischen Elefanten, während es bei dem indischen als niedrige Falte angedeutet ist. Diese Rückbildung erklärt wohl, warum der Elefant mit Vorliebe Staub

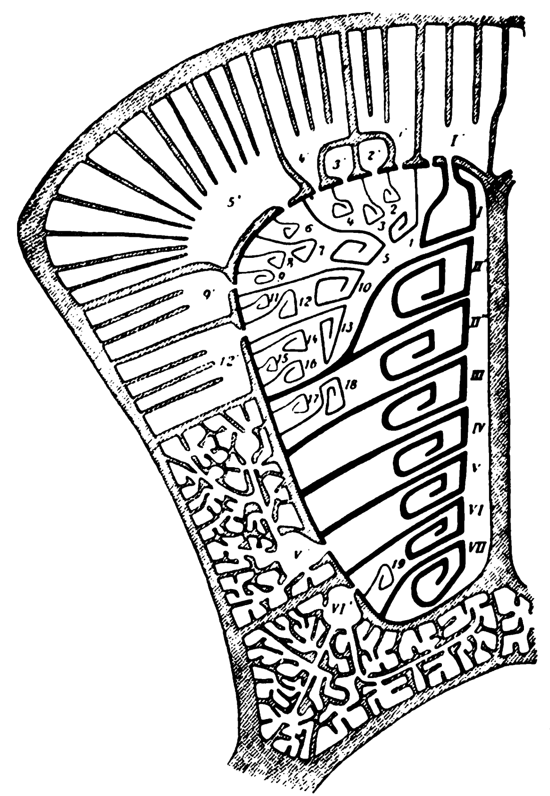


Fig. 328. Schematischer Querschnitt durch die Nasenhöhle von *Elephas africanus* dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, nach PAULLI. *I* Nasoturbinale, *II—VII* Endo-, *1—19* Ectoturbinalia, *I'*, *1'*, *4'* Höhlen im Stirnbein, *2'*, *3'* kleine Höhlen unter der Oberfläche des Schädels, *5'* setzt sich fort in Stirn-, Scheitel-, Hinterhaupt-, Schläfen- und Gaumenbein, ferner in Basisphenoid und Oberkiefer, *9'*, *12'* kleine Höhlen im Stirnbein, *V'*, *VI'* große Höhlen im Präsphenoid, Basisphenoid, Hinterhauptsbein.

und Sand einzieht und den Körper damit bespritzt. Wenn das Nasoturbinale als erstes mitgerechnet wird, so sind 7 Endoturbinalia und 19 Ectoturbinalia vorhanden, deren Anordnung aus 328 ersichtlich ist. Sie hängen fast senkrecht nebeneinander von der Siebplatte herab, nehmen aber im Verhältnis zur Nasenhöhle einen so geringen Raum ein, daß man dem Elefanten kein besonderes Riechvermögen zuschreiben kann.

d) Chiropteren. Den deutschen *Vesperugo*-Arten fehlt das JACOBSONsche Organ, der Ductus incisivus ist vorhanden. Die Nasenhöhle ist groß. Das Maxilloturbinale bildet einen langen Wulst, das

Nasoturbinale eine kleine Schleimhautfalte ohne Knorpel. Die 4 Ethmoturbinalia, von denen 3 doppelt gewunden sind, deuten auf ein gut entwickeltes Riechvermögen. Bei den Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrum equinum, hipposideros*) liegen die äußeren Nasenlöcher nicht an der Spitze der Schnauze, sondern einige Millimeter weiter nach hinten unter einer Hautfalte und werden umgriffen von dem Hufeisen. Das JACOBSONsche Organ ist in Rückbildung begriffen, aber der STENOsche Gang ist noch offen. Die Nasenhöhle ist klein. Das Maxilloturbinale bildet einen zweiteiligen Wulst ohne Einrollung. Das Nasoturbinale ist rudimentär, eine Schleimhautfalte ohne Knorpel. Die 5 Ethmoturbinalia sind einfache, nur am freien Ende kolbig verdickte Platten. Der Geruchssinn scheint schwach entwickelt zu sein und wird vielleicht zum Teil durch die Hautanhänge der äußeren Nase ersetzt.

e) Prosimii. Die Nasenhöhle ist viel länger als hoch und zeigt noch den allgemeinen Charakter der Säuger. Das lange Maxilloturbinale ragt bis fast an die äußere Nasenöffnung. Das Nasoturbinale ist groß und hat einen deutlichen Processus uncinatus. 3 Endoturbinalia, das erste mit zwei Einrollungen, also 4 Riechwülste. Bei *Otolicnus galago* und *Stenops tardigradus* ragt die obere Einrollung des Endoturbinale I fast bis zum äußeren Nasenloch und verdeckt dadurch den größten Teil des Maxilloturbinale. Eine Rückbildung des Geruchsorgans kommt dadurch zum Ausdruck, daß nur 2 Ectoturbinalia vorhanden sind, welche bei *Stenops gracilis* sogar zu niedrigen Leisten geworden sind. Eine Stirnhöhle fehlt bei manchen Halbaffen, während sie anderen zukommt.

f) Platyrrhini. Die Nasenhöhle hat in der Länge abgenommen, aber in der Höhe sich vergrößert. Trotzdem ist eine weitere Reduktion unverkennbar: die Siebplatten sind klein, und es sind nur 2 Ethmoturbinalia vorhanden, welche aber noch in der gewöhnlichen Weise an der Siebplatte beginnen. Das Nasoturbinale ist gut entwickelt, aber ohne Sinus. Das Maxilloturbinale ist klein, doppelt eingerollt. Sinus im Oberkiefer, Stirn- und Keilbein vorhanden. Stirnhöhle vorhanden oder fehlend.

g) Bei den **catarrhinen Affen** macht die Rückbildung weitere Fortschritte. Die Siebplatte fehlt in der Regel und wird jederseits ersetzt durch ein rundliches Loch, also Rückkehr zum ursprünglichen Zustand entgegen dem DOLLOschen Gesetz. Meist ist nur eine Siebbeinmuschel vorhanden (*Cercopithecus, Semnopithecus*). *Cercopithecus radiatus* besitzt noch die Andeutung einer zweiten, *Cynocephalus mormon* diejenige einer zweiten und dritten. Letztere Art besitzt auch noch ein Ectoturbinale, welches den übrigen fehlt. Der Vorderrand der ersten Muschel hängt mit dem Nasoturbinale durch eine Schleimhautfalte zusammen, was bei den Anthropoiden zu einer knöchernen Verwachsung führt. Das Maxilloturbinale hat meist die Gestalt einer dreieckigen Platte. Stirn- und Keilbeinhöhlen fehlen. Bei den niederen Catarrhinen ist das Riechvermögen unter allen Landsäugern wohl am meisten rückgebildet, was auch in der Kleinheit des Lobus olfactorius zum Ausdruck kommt.

h) Anthropoiden. Eine Lamina cribrosa ist vorhanden. Von den 2 oder 3 Siebbeinmuscheln ist die erste die größte und geht nach vorn über in das Nasoturbinale, so daß beide Teile sich schwer gegeneinander abgrenzen lassen. Maxilloturbinale bei *Hylobates* mit doppelter, beim Orang wie beim Menschen mit einfacher Einrollung; beim Gorilla



ist es eine dreieckige Platte. Die Sinus maxillares und sphenoidales sind vorhanden. Eine Stirnhöhle fehlt bei Gibbon und Orang, während sie bei *Pithecanthropus*, Gorilla und Schimpanse vorhanden ist. Das Knorpelgerüst der Schimpansennase erinnert sehr an die menschlichen Verhältnisse. Ob *Hylobates nasutus* von Tonkin eine stärker als bei anderen Gibbon-Arten vorspringende Nase besitzt, ist strittig.

i) Der Mensch besitzt im ausgewachsenen Zustande drei deutliche Muscheln (**319**), von denen nur die mittlere zuweilen etwas eingerollt ist (**329, 329** A). Die Concha inferior entspricht dem Maxilloturbinale, die C. media und superior hingegen, welche aus septalem Material hervorgehen, dem ersten und zweiten Ethmoturbinale. Vor der mittleren Muschel trifft man zuweilen eine flache dreieckige Er-

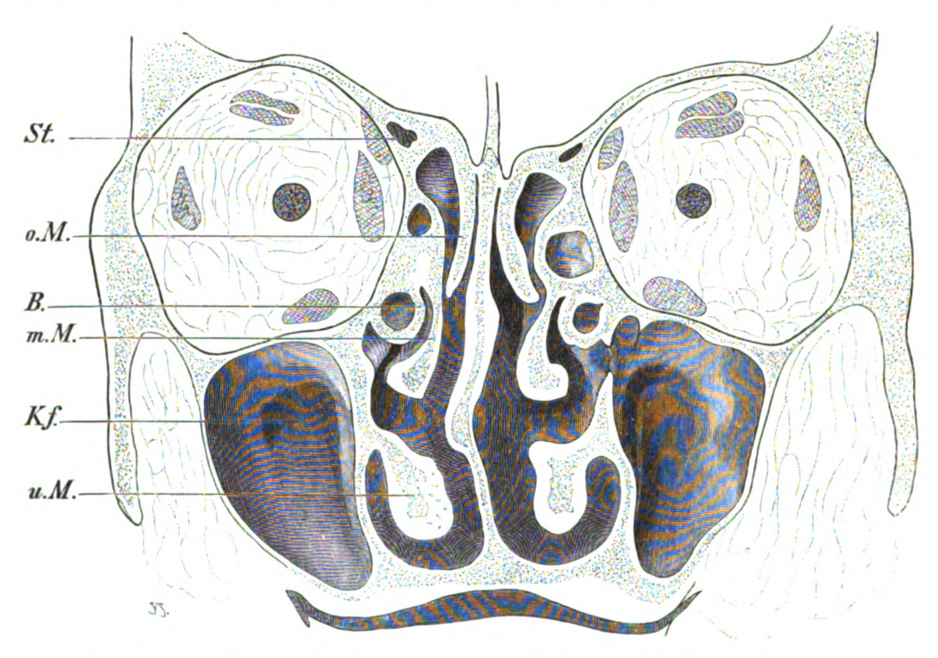


Fig. **329**. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle, links etwas weiter nach hinten als rechts, wo der Eingang in die Kieferhöhle (*Kf*) getroffen ist. Man sieht von vorn auf die Schnittfläche. In der Augenhöhle der Sehnerv, umgeben von den 6 Augenmuskeln. *o.M*, *m.M.*, *u.M* obere, mittlere, untere Nasenmuschel, *B* Bulla ethmoidalis, *St* Stirnhöhle. Nat. Gr. Aus v. Bardeleben, Handbuch.

hebung an (Agger nasi, **318** A), welche bei späteren Föten und Neugeborenen stärker ist und ziemlich regelmäßig vorkommt. Sie enthält etwas Knorpel, welcher nach allen Seiten in die Reste der knorpeligen Nasenkapsel übergeht und sich nach Entfernung der mittleren Muschel bis zur Siebplatte verfolgen läßt. Man kann sie wegen dieser Einlagerung als rudimentäres Nasoturbinale ansehen. Wie die meisten rudimentären Organe ist sie sehr variabel, bildet sich später entweder ganz zurück oder verknöchert, oder kann sogar durch Siebbeinzellen aufgetrieben werden. Nach anderer Auffassung (Peter) läßt sich als Rest eines Nasoturbinale nur ein kleiner, bald wieder verschwindender Wulst deuten, welcher bei Embryonen von 15 mm Länge über der Anlage des Maxilloturbinale auftritt. Ueber der oberen Muschelanlage

kann sich bei Embryonen von 2—4 cm Länge ein niedriger Wulst bilden, der sich aber nicht weiter entwickelt und als Anlage eines dritten Ethmoturbinale gedeutet wird (**329** A, *eth III*). Daß auf früheren phyletischen Stadien eine größere Anzahl von Muscheln vorhanden gewesen ist, geht nach KILLIAN daraus hervor, daß bei Neugeborenen bis zu sechs Hauptfurchen (**318** S^1 - S^6) vorhanden sind, welche in einen aufsteigenden (a) und einen absteigenden (b) Ast zerfallen. Die fünf Wülste zwischen ihnen werden als Maxilloturbinale und vier Endoturbinalia gedeutet, von welch' letzteren sich aber nur die ersten beiden, zuweilen auch noch die dritte, als Concha suprema (Santorini)

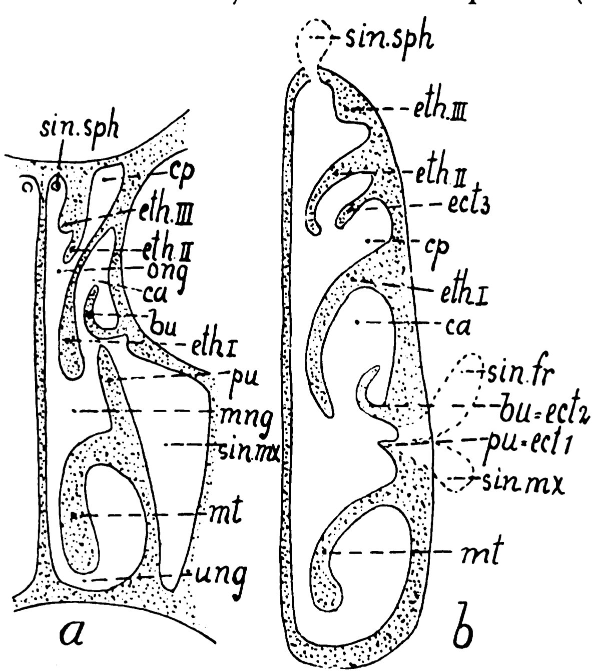


Fig. **329 A.** **a** Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines erwachsenen Menschen, kombiniert aus zwei etwa 1 cm voneinander entfernten Schnitten. Der obere Teil liegt weiter nach hinten als der untere. **b** Schema der menschlichen Nasenhöhle, in das alle Hauptmuscheln und Nebenmuscheln (*ect*), die angelegt werden, aufgenommen sind. *bu* Bulla ethmoidalis, *ca, cp* Cellula anterior, posterior, *eth I, II, III* die drei Hauptmuscheln des Siebbeins (Ethmoturbinalia) und die Endoturbinalia, *ect 1, 2, 3* die drei Nebenmuscheln (Ectoturbinalia), *mng, ong, ung* mittlerer, oberer, unterer Nasengang, *mt* Maxilloturbinale, *pu* Processus uncinatus, *sin.fr., sin.mx, sin.sph* Sinus frontalis, maxillaris, sphenoidalis.

dauernd erhalten, während die oberste und hinterste sich später verwischt. Nach PETER soll aber die oberste Linie nur eine nebensächliche Erhebung sein, die auf der obersten Muschel (*eth III*) liegt, aber nicht aus dem Septum hervorgeht und daher nicht den Wert einer Muschel besitzt. Da aber *eth III* septales Material enthält, so wird man eine auf ihr liegende Leiste ohne Bedenken ebenfalls als Muschelanlage ansehen können. *eth III* liegt ja normalerweise in der fertigen Nase auf *eth II*, wie **329** A, a zeigt, und diese Zusammendrängung könnte also auch für *eth IV* gelten. Die KILLIANsche Auffassung, daß zu den zwei bleibenden Siebbeinmuscheln (*eth I*, *eth II*) noch Reste

einer dritten oder gar vierten kommen, also eine phyletische Rückbildung vorliegt, erscheint mir durchaus berechtigt. Diese Muscheln entsprechen den Endoturbinalia der Säuger, denn unter ihnen kommen noch drei andere Ectoturbinalia vor, zwei unter *eth I* und eins unter *eth II*. Aus dem Ectoturbinale *1* (*ect 1*) entwickelt sich die mediale Begrenzung des Einganges der Kieferhöhle, der sog. Proc. uncinatus (*pu*). Aus dem zweiten Ectoturbinale (*ect 2*) geht eine blasige Auftreibung, die sog. Bulla ethmoidalis hervor, während das dritte fast immer später verschwindet. Entsprechend den drei Hauptmuscheln gliedert sich der Nasenraum in den unteren, mittleren und oberen Nasengang (*ung, mng, ong*). Sie erlangen dadurch eine große Bedeutung, daß sie schon vor dem Auftreten des Knorpels Ausstülpungen bilden, um die sich das Skelett später herumlegt, und so die Sinus und das Labyrinth der Siebbeinzellen hervorrufen, und zwar erweitert sich der aufsteigende Ast des mittleren Nasenganges zur Stirnhöhle (*sin. fr.*) und zu mehreren Siebbeinzellen (*ca*, Cellulae anteriores), während der absteigende Ast zum Sinus maxillaris auswächst. Ebenso gehen aus dem oberen Nasengang die hinteren Siebbeinzellen (*cp*) hervor. Der Sinus sphenoidalis (**319** *sn"*) ist eine Ausstülpung des dorsalen Hintergrundes der Nasenhöhle. Die im einzelnen sehr variablen Siebbeinzellen, die fast vollständige Rückbildung des Nasoturbinale und der beiden oberen Endoturbinalia, sowie das starke Vorspringen der äußeren Nase sind für den Menschen charakteristisch. Die letztere Erscheinung erkläre ich mir teils aus der Vergrößerung des Großhirns bzw. des Hirnschädels, wodurch die Nasalia aufgerichtet wurden, teils als eine Anpassung an das Bodenleben, dessen staubreiche Luft eine Vergrößerung der respiratorischen Nasenhöhle verlangte. Daher haben auch die am Boden laufenden Paviane die lange Hundenase erworben, und der Gorilla, welcher wegen seiner Größe sich besonders viel am Boden aufhält, hat eine äußere Nase, welche mehr vorspringt als diejenige der übrigen Menschenaffen, die in den Bänmen leben. Die übrigen Verhältnisse der menschlichen Nase erinnern an die Anthropoiden, aber nicht in dem Grade, daß man den Menschen von einer der jetzt lebenden Arten ableiten könnte. Manche Negervölker zeigen eine fast völlige Rückbildung der Nasenbeine, was auch für den tibetanischen Nasenaffen charakteristisch ist. Die Nasenlöcher sind beim menschlichen Embryo (**330**, zweiter Monat) wie bei den Anthropoiden nach vorn gerichtet, so daß der Mensch deren Nasenform vorübergehend aufweist. Erst später senken sie sich nach unten hinab. Dasselbe gilt für die Rüsselnase des Borneo-Nasenaffen, Nasalis larvatus (**331**), während die ostasiatischen Arten von *Rhinopithecus* auf der Stufe der Stumpfnase stehen bleiben. Der Nasalis-Rüssel scheint ziem-

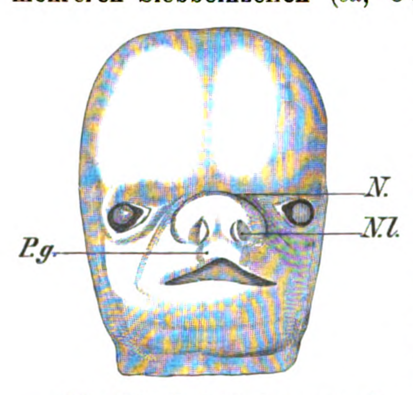


Fig. 330. Gesicht eines menschlichen Embryos in der 8. Woche. Die Nase ist durch einen oberen konvexen Rand (*N*) schon ziemlich scharf abgegrenzt. Die Nasenlöcher (*Nl*) sehen direkt nach vorn und sind mit Epithel verklebt. *P.g* Processus globularis am mittleren Nasenfortsatz. Nach Kallius.



lich steif herabzuhängen, jedenfalls nicht aufgebläht oder bewegt zu werden. Das Riechepithel des Menschen beschränkt sich auf die schmale „Riechspalte“, d. h. auf den Raum zwischen dem oberen Teil des Septums und der medialen Fläche der oberen Muschel und bedeckt in jeder Nasenhälfte nur ungefähr $2^1/_2$ qcm Oberfläche. Alle übrigen Regionen sind von gewöhnlichem Flimmerepithel bedeckt. Das rudimentäre JACOBSONsche Organ ist bei Embryonen und Neugeborenen als Einstülpung der medialen Wand etwas über deren ventraler Kante nachweisbar, welche horizontal verläuft und 0,5—2,5 mm lang wird (**323**). Der zugehörige Knorpel (*JK*) liegt an der gewöhnlichen Stelle, an der Basis des Septums, also getrennt von dem JACOBSONschen Organ (Rudimentationsdisharmonie). Später verschwindet die Anlage oder erhält sich nur als kurzer Kanal von 2—8 mm Länge. Das Epithel bleibt medial höher als lateral, entbehrt aber der Sinneszellen. In dem von MANGAKIS beschriebenen Falle besaß derselbe eine Länge von

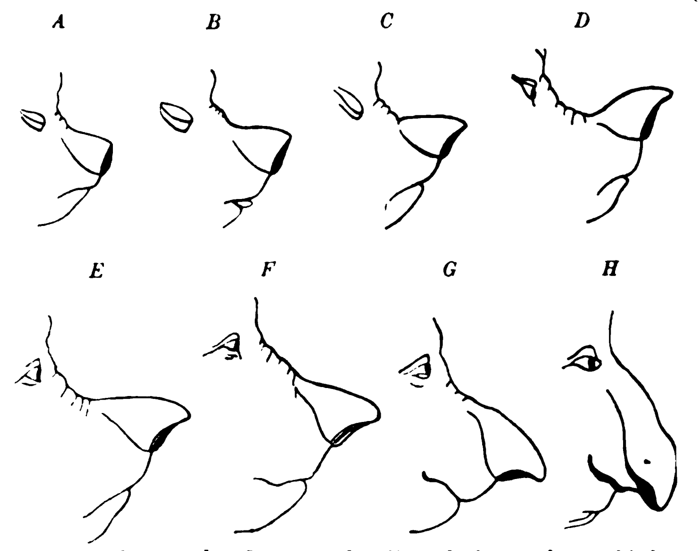


Fig. **331**. Aenderung der Stellung der Nasenlöcher auf verschiedenen Altersstadien des Borneo-Nasenaffen *Nasalis larvatus*. Nach WIEDERSHEIM.

26 mm und eine zweite Oeffnung am Hinterende. Drüsen fehlen an dem Organ und Olfactoriusfasern lassen sich an ihm nur bei Föten von 2—4 Monaten erkennen.

k) Die Cetaceen zeigen in Anpassung an das Wasserleben ein sehr stark rückgebildetes Geruchsorgan und mancherlei besondere Verhältnisse, die sich daraus erklären, daß die Nase bei Zahnwalen ausschließlich, bei Bartenwalen fast ausschließlich zum Einziehen der Atemluft dient. Beide Unterordnungen weichen so sehr voneinander ab, daß man die Uebereinstimmungen als homoiologe Bildungen anzusehen hat: der äußere Naseneingang liegt auf der höchsten Stelle des Kopfes, welche beim Emportauchen zuerst die Wasseroberfläche erreicht; beide Choanen vereinigen sich zu einer unteren gemeinsamen Höhle (**209** bei 4; **333**), in welcher der lang ausgezogene Kehlkopf hineinragt und durch einen Ringmuskel fest umgriffen werden kann, so daß bei geöffnetem Maul das Wasser nicht in die Luftröhre eindringt und die Nahrung zu

beiden Seiten des Larynx nach hinten wandert. JACOBSONsche Organe fehlen, aber von den STENOschen Gängen sind noch die ovalen Oeffnungen vorhanden und führen in zwei kurze Blindgänge.

Die Bartenwale besitzen noch eine deutlich ausgebildete Riechregion bei *Balaenoptera* mit drei sehr einfachen, knorpeligen Riechmuscheln, einem Nasoturbinale und zwei Endoturbinalia, wozu noch zwei Ectoturbinalia (**332**) kommen. Der Riechnerv ist zwar stark rückgebildet, aber noch nachweisbar. Auch das Maxilloturbinale (*m*) ist noch vorhanden. Das Siebbein wird embryonal gesondert angelegt und verwächst erst später mit der Umgebung. Der knöcherne Nasenkanal hat eine schräge, wenig aufgerichtete Lage, und die beiden Nasengänge besitzen keine Nebenhöhlen. Sie münden getrennt mit zwei von komplizierter Muskulatur umgebenen äußeren Nasenlöchern in der Form von Längsschlitzen aus. Besondere Klappen fehlen, und der Verschluß unter Wasser kommt dadurch zustande, daß sich die Wände eng aneinander legen.

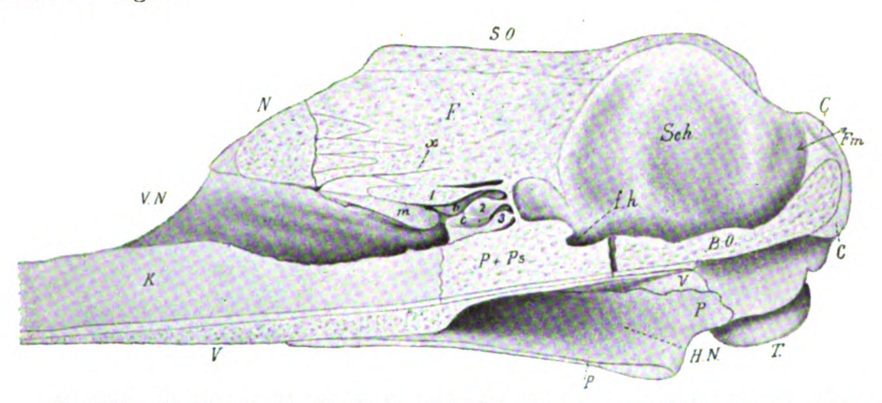


Fig. 332. Medianschnitt durch den Schädel einer jungen *Balaenoptera acutorostrata* nach WEBER. Das Rostrum ist vorn abgeschnitten. *BO* Basioccipitale, *C* Condylus occipitalis, *F* Frontale, *fh* Hypophysengrube, *F.m* Foramen magnum, *K* Knorpel, *m* Maxilloturbinale, *N* Nasale, *P* Palatinum, *P* + *Ps* Pterygoid und Präsphenoid, *Sch* Schädelhöhle, *SO* Supraoccipitale, *T* Tympanicum, *V* Vomer, *V.N*, *H.N* vordere und hintere (Choane) Nasenöffnung, *X* obere Grenze des Ethmoid, *1* Nasoturbinale, *2*, *3* Endoturbinalia, *b*, *c* Ectoturbinalia.

Sehr viel eigenartiger sind die meist sehr asymmetrischen Geruchsorgane der **Zahnwale.** Der Olfactorius ist ganz verschwunden, mit Ausnahme des Dögling, *Hyperoodon rostratus*, welcher noch schwache Reste besitzt. Bei den Embryonen läßt sich jedoch eine Anlage des Nerven und des Lobus olfactorius nachweisen. Wir schildern im folgenden zunächst die Verhältnisse von *Phocaena* (**209**, **333** A). Die Nasenkanäle steigen senkrecht nach oben empor und vereinigen sich vor der Ausmündung zu einem gemeinsamen Raum, welcher in einer querschlitzigen Oeffnung endet. In diesen Raum mündet jederseits ein sog. Spritzsack mit muskulöser Wandung und gefaltetem Boden (**209** bei 1). Unterhalb der Einmündung desselben liegt in der Vorderwand jederseits ein kleines Knorpelstück, welches als das Rudiment des Maxilloturbinale gedeutet wird. Der gemeinsame Raum wird nach hinten begrenzt von einer derben Hautfalte, der Hinterklappe, dem Rest eines Ethmoturbinale. In der dahinter gelegenen „hinteren Höhle“ liegt ein zweiter solcher Rest. Beim Delfinembryo läßt sich der Riech-

nerv bis hierher verfolgen. Trotzdem erscheint die Deutung jener Falten als Ethmoturbinalia recht fraglich, weil knöcherne Einlagerungen fehlen und weil ihre Spitze nach hinten weist, wenn man das Nasenrohr in die normale Stellung nach vorn überklappt. Die hinter Höhle erweitert sich seitlich in eine vordere obere Höhle, unterhalb welcher ein dicker Wulst der Vorderwand, die Vorderklappe, den Nasenkanal stark einengt. Die unter ihr gelegene vordere untere Höhle ist als ein ventraler Rest der ursprünglichen Nasenhöhle anzusehen. Bei *Delphinus* und *Tursiops* (**333** B) ist diese untere Höhle sehr viel größer, während die hintere Höhle stark verkleinert ist, da sich alle Riechmuscheln zu einer Hinterklappe vereinigt haben. Die Vorderklappe liegt unter dieser und erleichtert dadurch den Verschluß des Nasenganges unter Wasser. Die Ausbildung aller dieser Höhlen ist bei den verschiedenen Gattungen sehr wechselnd und variiert auch individuell stark. Bei *Beluga* kommt

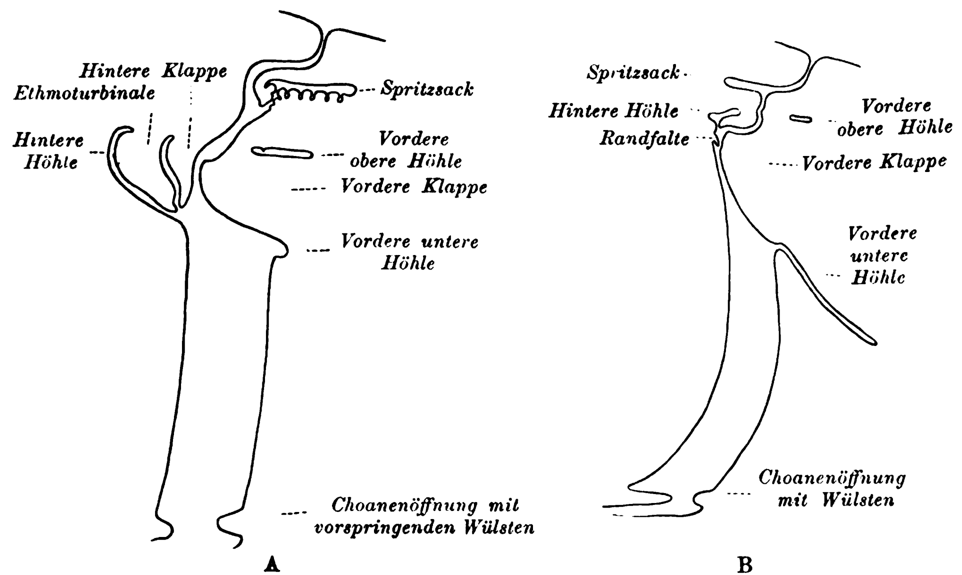


Fig. **333**. Schemata der Nasen von Zahnwalen nach GRUHL. **A** *Phocaena*, **B** *Delphinus* und *Tursiops*.

nur ein Paar vor, bei *Epiodon* sollen sie ganz fehlen und bei *Hyperoodon* und *Physeter* ist der linke Nasenkanal reduziert. Alle diese Einrichtungen werden verständlich als Mittel, das Einströmen von Wasser in die Nase und damit in den Kehlkopf zu verhindern. Da die Zahnwale sehr lange (*Hyperoodon rostratus* bis zu 45 Minuten) und tief tauchen, so lastet ein sehr starker Wasserdruck auf dem Körper, wodurch die Lippen und die Wände aller Kanäle fest zusammengepreßt werden und die vordere Klappe jederseits in die obere Oeffnung der getrennten Nasengänge gedrückt wird. Weiter nach unten macht sich der Druck nicht fühlbar, da die getrennten Nasengänge von Knochen umschlossen werden. Kommt das Tier an die Oberfläche, so wird die Vorderklappe nach oben und vorn gezogen, und es bildet sich ein weiter Kanal, durch den in kurzer Zeit viel Luft ausgestoßen und eingeatmet werden kann. Welche Bedeutung die vorderen und oberen Nebenhöhlen haben, ist nicht recht klar, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß sie bloß dazu

dienen, durch die zurückgezogene Vorderklappe zusammengedrückt zu werden. Ebenso ist die Bedeutung der „Spritzsäcke“ noch unsicher, da ein eigentliches Wasserspritzen nicht stattfindet. So dienen sie vielleicht zur Aufspeicherung des gelegentlich eindringenden Wassers. Ich habe bei über 25 ° C eine deutliche Fontäne eines Wals aus ca. 100 m Entfernung in der Höhe von Lissabon beobachtet. Sie kann nicht aus durch Kälte kondensiertem Wasserdampf bestanden haben. Also wird wohl ab und zu etwas Wasser in die Nase eindringen, so daß an der alten Theorie des Wasserspritzens ein Körnchen Wahrheit bliebe. Nach Rawitz sollen alle die Höhlen sich bei der Inspiration mit Luft füllen und als Kissen dienen, welche den Wasserdruck kompensieren und die Klappen in ihrer Lage halten.

3. Histologische Tatsachen. Die respiratorische Schleimhaut in der Nase der Säuger sieht frisch rötlich aus. Sie besteht aus Flimmerzellen, welche häufig durchsetzt sind von Becherzellen, und aus einer dicken bindegewebigen Hülle, in die zahlreiche acinöse Drüsen eingelagert sind. Die Nerven dieser Zone entstammen dem Trigeminus. Das Riechepithel hat eine gelblich-braune Färbung und setzt sich zusammen aus Stützzellen und Sinneszellen in ähnlicher Weise, wie Fig. **294** dies von einem Fisch veranschaulicht. Die Kerne der ersteren liegen meist in einer oberen Zone, während diejenigen der Sinneszellen sich in mehreren Lagen darunter anordnen. Die Stützzellen bilden am freien Ende kleine Schleimzapfen und verschmälern sich in der unteren Hälfte, wodurch Raum geschaffen wird für die um den Kern herum angeschwollenen, im übrigen fadenförmigen Riechzellen (**334** *olf. c.*). Diese sind primäre Sinneszellen mit einem Büschel steifer Härchen am freien Ende. Die Endgeflechte der Nervenfasern, in welche sie auslaufen, liegen in der Randzone des Bulbus olfactorius und bilden hier mit den Dendriten der sog. Mitralzellen (*m. c.*) rundliche Haufen (Glomeruli), welche für alle Wirbeltiere charakteristisch sind (vgl. I, 510, 529, **513** A, B). Die Achsenfasern (*a*) der Mitralzellen knicken winkelig um, ehe sie sich in den Tractus olfactorius (*n. tr.*) fortsetzen. In der bindegewebigen Tunica des Riechepithels liegen zahlreiche schlauchförmige, sog. Bowmansche Drüsen.

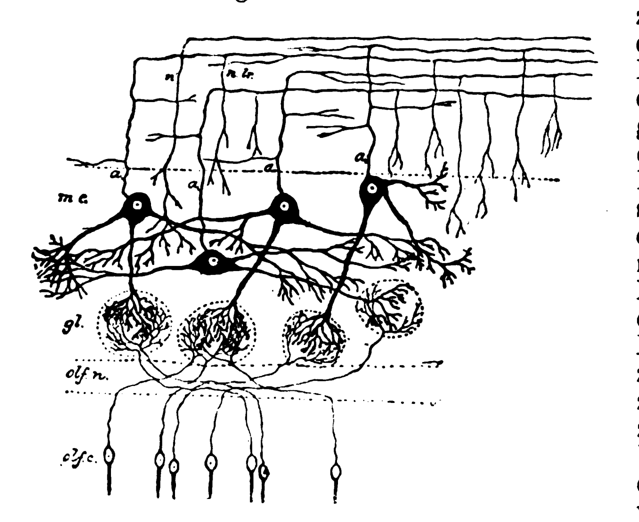


Fig. 334. Schema des Zusammenhangs der Riechzellen (*olf.c*) mit den Mitralzellen (*m.c*) des Bulbus olfactorius, deren Achsenzylinder (*a*) sich in den Tractus olfactorius (*n.tr*) fortsetzen. Die Endverästelungen der Riechzellen bilden mit den Dendriten der Mitralzellen kleine Knoten, die Glomeruli (*gl*). *olf.n* Faserschicht der Achsenzylinder am Außenrande des Bulbus. Aus Luciani.

4. Physiologische Tatsachen. Im Leben der Säuger spielt das Geruchsorgan bei der Ernährnng, bei dem rechtzeitigen Bemerken der Feinde und dem Aufsuchen der Geschlechter eine außerordentliche Rolle, welche häufig diejenige des Auges weit übertrifft. Trotzdem läßt sich die Einteilung in „Nasentiere“ und in „Augentiere“ kaum durchführen, da beide Sinnesorgane nebeneinander und in verschiedener Weise gebraucht werden und sich ergänzen. Sucht der Hund nach Nahrung, so schnüffelt er, erkennt aber seinen Herrn auf einige Entfernung mit dem Auge oder dem Gehör. Die Huftiere, welche gewöhnlich als Augentiere angesehen werden, bemerken vielfach auch nachts das Herannahen von Raubtieren, ein Zeichen, daß ihre wohlentwickelten Riechmuscheln durchaus nicht von untergeordneter Bedeutung sind. Nur die Säuger mit stark rückgebildeten (Altweltaffen, Menschenaffen, Mensch, Bartenwale) oder ganz verkümmerten (Zahnwale) Riechorganen kann man — mit Ausnahme der rein mechanisch das Meerwasser aussiebenden Bartenwale — als Augentiere bezeichnen, da sie sich bei der Nahrungssuche ausschließlich durch das Sehorgan leiten lassen. Das Erkennen der Feinde wird unterstützt durch die bei sehr vielen Säugern vorhandenen Schleimdrüsen zwischen den Nares, welche den Nasenspiegel (bei Rindern Flötzmaul, bei Schweinen Rüsselscheibe genannt) bilden, indem diese beständig feuchte Hautfläche die Richtung des Windes und damit der Witterung erkennen läßt. Ueber diese und die folgenden Drüsen vgl. I, S. 327 ff. Die Ballen der Füße sind reich an Schweißdrüsen und lassen eine Spur am Boden zurück, welche von dem anderen Geschlecht aufgenommen werden kann. Demselben Zwecke dienen die zwischen den Hufen befindlichen Klauendrüsen vieler Wiederkäuer. Die Suborbitaldrüsen mancher Antilopen und Hirsche gehören vielleicht auch hierher, indem die Tiere ihre Vorderhufe an ihnen reiben und sie auf diese Weise einölen. Viele von Ordnung zu Ordnung wechselnde Drüsen spielen wahrscheinlich eine große Rolle bei der geschlechtlichen Erregung, da sie sich häufig an Körperstellen befinden, die eine andere Bedeutung ausschließen: so die besonders zur Brunstzeit sezernierende Schläfendrüse der Elefanten, die Kreuzbeindrüse von *Dicotyles*, die Moschusdrüse des männlichen *Moschus moschiferus,* die Sporndrüsen des männlichen Schnabeltieres, die Perianaldrüsen der Raubtiere (daher das gegenseitige Beriechen der Hunde) u. a. Jedes Säugetier scheint infolge der vielen Hautdrüsen seinen Individualgeruch zu besitzen und daran von seinen Genossen erkannt zu werden. Hält man eine Anzahl gleichfarbiger männlicher Mäuse in demselben Käfig, so gewöhnen sie sich aneinander. Setzt man aber ein ebenso gefärbtes neues Individuum hinzu, so wird es zunächst von allen beschnuppert und dann in vielen Fällen wütend bekämpft. Genauere experimentelle Studien über das Riechvermögen der Säuger fehlen noch fast ganz. Es liegen nur viele Einzelbeobachtungen, besonders von Hunden vor, welche beweisen, mit welcher Schärfe Jagdhunde eine Wildspur verfolgen oder Polizeihunde nach einem vorgehaltenen Strumpf den Besitzer aus anderen Menschen herausfinden, usf. Wird saugenden Hunden der Riechnerv durchschnitten, so finden sie nicht mehr die Zitzen der Mutter, erkennen diese erst bei Berührung, verlaufen sich und finden das Lager nicht wieder und zeigen, wenn sie größer geworden sind, nicht die geringste Anhänglichkeit an den Menschen. Das Geruchsorgan spielt also im Seelenleben des Hundes eine ganz außerordentliche Rolle.



Bezüglich des Riechvermögens des Menschen hebe ich nur einige Haupttatsachen hervor und verweise im übrigen auf die physiologischen Handbücher. Die Nase hat eine olfactorische und eine respiratorische Funktion. Der gewöhnliche Luftstrom beim Ein- und Ausatmen erreicht nicht das Riechepithel, sondern dringt nur bis zum unteren Rand der oberen Muschel vor. Während die Atemluft an der mittleren und unteren Muschel vorbeistreicht, setzt sie viele Schmutzteilchen ab und wird angewärmt. Hier findet auch mit Hilfe des Trigeminus eine Tast- und Temperaturempfindung, ev. eine Schmerzempfindung durch stark reizende Gase statt. Die Schmutzteilchen werden durch das Flimmerepithel nach dem äußeren Nasenloch oder nach der Choane getrieben und so entfernt. Durch Diffusion dringen die in der Atemluft enthaltenen gasförmigen Riechstoffe bis zu den Riechzellen vor und erzeugen so die Geruchsempfindung. Bringt man einen riechenden Stoff vor die Nasenöffnung, ohne zu atmen, so dauert es sehr lange, bis man ihn wahrnimmt. Der Exspirationsstrom reißt die beim Fressen in die Rachenhöhle gebrachten Riechstoffe mit sich und kann so zur Prüfung der Nahrung beitragen. Die Riechzellen dienen zur Beurteilung der Nahrung und der Atemluft. Nach beiden Richtungen sind ihre Angaben nicht immer verläßlich. Uebelriechende Stoffe sind zwar im allgemeinen unbekömmlich oder giftig, aber es gibt auch manche Ausnahmen (Stinkkäse, die tropische Durianfrucht). Das Kohlenoxydgas ist trotz seiner großen Gefährlichkeit geruchlos. Es ist unentschieden, ob die Riechstoffe sich im Schleim des Sinnesepithels lösen und dieses chemisch reizen, oder ob, was unwahrscheinlicher ist, die schwingenden Gasteilchen physikalisch auf die Härchen der Sinneszellen einwirken. Weber füllte die Nase mit Wasser, dem etwas kölnisches Wasser zugesetzt war, und hatte keine Riechempfindung. Nimmt man aber, wie Aronsohn zeigte, physikalische Kochsalzlösung von 38 °/₀ C, so werden die gelösten Riechstoffe wahrgenommen. Der letztere Versuch spricht aber nicht sicher dafür, daß Lösungen gerochen werden können, weil in der Riechspalte Luftblasen zurückgeblieben sein können. Vgl. hierzu die einleitenden Bemerkungen S. 255. Da das Geruchsorgan des Menschen im Vergleich mit der Mehrzahl der Säuger rückgebildet ist, so sind die verschiedenen Gerüche bei weitem nicht so scharf voneinander abgegrenzt wie optische und akustische Eindrücke. Wir können nicht einfache und zusammengesetzte Gerüche unterscheiden, und es fehlt die Möglichkeit, sie einigermaßen scharf zu klassifizieren. Dazu tritt leicht Ermüdung und Abstumpfung der Riechzellen ein, so daß unangenehme Gerüche nach einiger Zeit nicht mehr wahrgenommen werden. Gerüche lassen, abgesehen von seltenen Ausnahmefällen (z. B. beim Dichter E. Zola) keine Erinnerungsbilder zurück, lösen aber leicht andere Assoziationen aus (z. B. die Vorstellung von Feuer beim Brandgeruch), was ihren Wert als Schutzmittel wesentlich erhöht. Gewisse Kranke leiden unter eingebildeten Gerüchen, die wohl immer unangenehmer Natur sind. Einige Menschen können gewisse Gerüche, etwa Veilchenduft oder Blausäure, nicht wahrnehmen, während sie andere sehr deutlich empfinden (Anosmie). Es scheinen ihnen also gewisse Riechzellen oder Nerven zu fehlen. Hieraus und aus der Tatsache, daß, wenn Ermüdung für einen Riechstoff eingetreten ist, andere noch empfunden werden, scheint hervorzugehen, daß es mehrere Sorten von Riechzellen oder Nerven gibt. Wenn auch zweifellos das Geruchsorgan des Menschen im Vergleich mit dem Auge und dem Gehör als ein



niederes Sinnesorgan anzusehen ist, so ist es doch für einige Riechstoffe äußerst empfindlich. Man bestimmt die „Riechschärfe“ eines Stoffes durch Angabe der Minimaldosis, welche in 1 l Luft noch eine deutliche Empfindung erzeugt. Sie ist zuweilen unglaublich gering und beträgt z. B. in Milligramm ausgedrückt bei Kampfer 5, Rosmarin 0,00005, künstlichem Moschus 0,00001, Schwefelwasserstoff 0,0000001, Mercaptan 0,000000043. Dabei handelt es sich um Stoffe, welche absolut keine biologische Bedeutung haben, und trotzdem diese enorme Empfindlichkeit, welche keine Anpassung, sondern eine rein zufällige Eigenschaft ist! HENNING meint: „eine scharfe Nase bemerkt die Anwesenheit eines ausgiebigen Riechstoffes 100 000mal früher als sie sich spektralanalytisch oder chemisch nachweisen läßt. Daß der Geruchssinn unser empfindlichster Sinn ist, steht danach ganz außer Frage.“ Ich würde lieber sagen, daß er unter Umständen sehr empfindlich sein kann.

K. Phyletischer Rückblick auf die Geruchsorgane der Tiere.

Die Fähigkeit zu riechen, d. h. durch Gase chemisch gereizt zu werden, ist für Protozoen und Cölenteren noch nicht nachgewiesen worden. Sie zeigt sich auf der niedrigsten Stufe als eine allgemeine Eigenschaft der primären Sinneszellen der Haut. Seesterne riechen mit den Fühlfüßchen und der ganzen Haut des Arms, und ebenso ist bei *Helix* die ganze Haut (**250**), besonders diejenige des Kopfes, und bei *Pecten* der ganze Mantelrand für Riechstoffe empfindlich. Oligochäten und Hirudineen sind über den ganzen Körper mit Sinnesknospen (**5**, **6**) bedeckt, die chemisch reizbar sind. Dagegen scheinen die angeblichen „Riechporen“ (**25** E, F) der Insekten und Spinnen, welche über den ganzen Körper verbreitet sind, Tastapparate zu sein. Ein solches diffuses Riechvermögen wird sich wahrscheinlich durch vertiefte Untersuchungen noch für viele weichhäutige Evertebraten nachweisen lassen, denn nach einem allgemeinen Gesetz treten die Organe zuerst in diffuser Anordnung auf und konzentrieren sich erst auf einer höheren Stufe auf bestimmte Körperstellen. Solche lokalisierte Geruchsorgane treffen wir zuerst bei Turbellarien, Nemertinen und Anneliden (**229**—**232**) als Wimpergruben oder Sinnesstreifen am Kopf an, und diese Lage in der Nähe des Mundes deutet die Beziehungen der Geruchsorgane zum Wittern und Prüfen der Nahrung an. Diese Erscheinung kehrt bei fast allen Tierabteilungen wieder: die Fühler der Pulmonaten und Prosobranchier (**251**), die Rhinophoren (**256**) der Hinterkiemer, die Augententakeln von *Nautilus*, die Riechgruben der übrigen Tintenfische (**257**) und die Riechhaare an der ersten Antenne (**260**, **261**), zuweilen auch an der zweiten, an den Mundwerkzeugen und Gliedmaßen der Krebse, sowie alle Geruchsorgane der Wirbeltiere liegen in der Nähe der Mundöffnung und werden daher vom Gehirn innerviert. Man wird annehmen dürfen, daß diese lokalisierten Geruchsorgane bei den Wirbellosen aus einer Häufung der über große Strecken der Haut ursprünglich verteilten Sinneszellen entstanden sind. Für die Wirbeltiere sind keine Tatsachen bekannt, welche für ein allgemeines Riechvermögen der Haut sprechen, denn die ursprünglich in drei Längsreihen (**61** C, **87**) angeordneten Sinnesknospen sind Mechanoreceptoren, wenngleich sie vereinzelt auch zum Schmecken, aber nie zum Riechen dienen. Die Riechfühler der verschiedenen Molluskengruppen können als homolog



gelten und haben sich wohl bei primitiven Prosobranchiern zuerst ausgebildet. Auf die Wimperorgane der Turbellarien lassen sich die ähnlichen Organe der Nemertinen und Anneliden nur ganz im allgemeinen zurückführen, da sie in zu viel verschiedenen Formen auftreten. Der histologische Bau ändert ab nach dem Medium und der Beschaffenheit der Haut. Bei den weichhäutigen Wasserformen laufen im allgemeinen die Sinneszellen in Cilien oder Stäbchen aus, welche bei den Landmollusken verschwinden. Bei den Arthropoden setzen sie sich einzeln oder zu Gruppen vereinigt (**261, 262**) in dünne Chitinhaare fort. Solche Haare zeigen vielfach die Tendenz, sich in Gruben des Chitins (**263, 264**) oder in andere Höhlen (**268**) zurückzuziehen, um vor Verletzungen geschützt zu sein. Diffus angeordnete Riechzellen und lokalisierte Geruchsorgane können nebeneinander vorkommen (*Helix*), und es ist nicht unmöglich, daß dann eine Arbeitsteilung eintritt ähnlicher Art wie bei manchen Insekten, deren Porenplatten (**266, 267**), Riechkegel (**262**) und eingesenkte Sinneshaare (**263**) wahrscheinlich zur Wahrnehmung verschiedener Gerüche dienen. Hier müssen neue Untersuchungen einsetzen.

Während bei den Würmern die Geruchsorgane nicht nur zum Wittern der Nahrung, sondern auch zur Prüfung der Wasserqualität dienen, finden wir bei den meisten Mollusken besondere Respiroreceptoren in den Osphradien und in den abdominalen Sinnesorganen der Muscheln. An den Osphradien oder Kiemengeruchsorganen läßt sich die phyletische Einheit des Molluskentypus sehr schön verfolgen. Da sie bei so verschiedenen Klassen wie Chitonen, Gastropoden (**234** bis **239**), Muscheln (**242**) und *Nautilus* (**245**) vorkommen, so müssen sie als ein Erbteil einer gemeinsamen Stammform angesehen werden. Sie verschwinden über kurz oder lang, sobald die Kieme sich rückbildet (manche Opisthobranchier), stellen sich aber bei *Siphonaria* mit dem Auftreten sekundärer Kiemen wieder ein. Bei den im Wasser lebenden Lungenschnecken (*Limnaea, Chilina*) erhalten sie sich in Form einer Vertiefung (**238**) trotz des Verlustes der Kieme, da ja hier das Bedürfnis nach einer Prüfung des Wassers bestehen bleibt. Bei Landschnecken haben sich nur äußerst selten Reste des Organs erhalten, so z. B. bei der Raublungenschnecke *Testacella*, wo es vielleicht zum Aufspüren der Regenwürmer dient.

Das Geruchsorgan der Vertebraten läßt sich nicht mit Sicherheit anschließen an dasjenige irgendeiner wirbellosen Klasse. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die unpaare Kopfgrube des *Amphioxus* (I, **480**) homolog ist den Wimperspalten der Turbellarien und daher ursprünglich paarig war; sie scheint ein rudimentäres, funktionsloses Organ zu sein, da ein Nerv fehlt, und das Tier als Strudelorganismus keine Nase nötig hat. Zur Wasserprüfung dienen die Sinnesknospen der Cirren.

Die phyletische Entwicklung des Geruchsorgans innerhalb der Wirbeltiere wird dem Leser verständlich werden, wenn er beständig den Stammbaum I, S. 488 u. 573 sich vor Augen hält. Die Präcranioten haben vermutlich zwei Riechgruben (87) ventral vor dem Maul besessen, da sie nicht nur zum Wittern, sondern auch zur Prüfung des Atemwassers dienten. Das Riechepithel war einheitlich, also ohne Sinnesknospen. *Amphioxus* scheint diese Organe als Strudelorganismus ganz verloren zu haben. Bei den Cyclostomen wurden beide Riechgruben durch die Ausbildung des Saugmundes zusammengedrängt und vereinigt



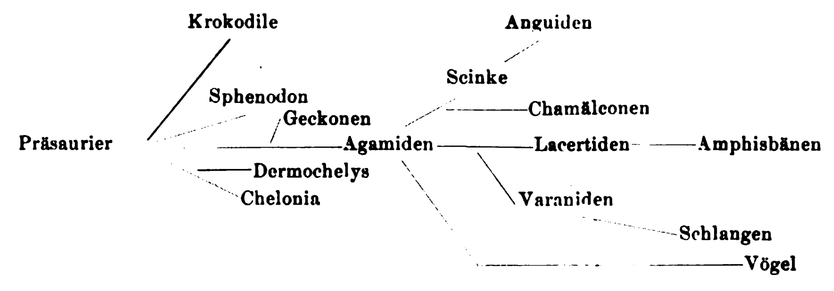
mit dem Hypophysenkanal (**277**). Die Monorhinie ist also nur scheinbar, wie schon aus dem doppelten Olfactorius hervorgeht. Der Hypophysenkanal dient bei *Petromyzon* (**271** *po*) als muskulöse Pipette, welche Wasser einsaugt und wieder ausspritzt; bei *Myxine* (**276**) öffnet er sich hinten in den Rachen und übernimmt die Zuleitung des Wassers zu den Kiemen. Das Riechepithel der Cyclostomen bleibt auf der ursprünglichen Stufe des einheitlichen Sinnesepithels stehen. Den Präselachiern dürfen wir ungefähr dieselbe Ausbildung der Riechorgane wie den Präcranioten zuschreiben. Sie erwarben aber wohl schon Querfalten in der Nasengrube und deren Ränder zogen sich in einen medialen und einen lateralen Lappen (Nasenfortsatz) aus, die sich aneinander legten und so eine Einströmungs- und Ausströmungsöffnung sonderten. Die Selachier zeigen die Geruchsorgane ursprünglich (**278—280**) in einiger Entfernung vor dem Maule, dann rücken sie an dieses heran (**281**), was den Vorteil gewährt, daß fast alles vom Maule eingesogene Atemwasser durch die Nase geprüft wird. Bei manchen Haien und bei den Rochen erlangt der mediale Nasenfortsatz (**282** *m*) eine bedeutende Größe, so daß alles Wasser aus der Geruchsgrube zum Maule abfließen muß. Dazu kann eine tiefe Hautrinne kommen, welche von der Nase zum äußeren Mundwinkel führt. Endlich bei *Chimaera* (**283**) durchbricht diese Nasolabialrinne die Oberlippe, wodurch eine Choane im physiologischen Sinne zustande kommt. Das Riechepithel der Selachier behält noch den ursprünglichen einheitlichen Charakter. Die zweite phyletische Reihe, welche von den Präselachiern zu den Ganoiden und Teleosteern führt, ist dadurch ausgezeichnet, daß der Mund, abgesehen von den Stören, vorderständig wird, was im Zusammenhange steht mit der Ausbildung einer Schwimmblase, denn diese gestattet den Tieren an derselben Stelle im Wasser schwebend auf Beute zu warten oder Felsen, Pflanzen u. dgl. abzusuchen. Die Riechgruben weichen daher nach der Seite aus und bekommen eine dorsale Lage (**284** C). Durch Verwachsung der Nasenfortsätze entsteht eine vordere und eine hintere Oeffnung, die beträchtlich auseinander rücken können. Das Sinnesepithel differenziert sich zu Knospen (**293**). Auf der von den Präselachiern zu den Dipnoi führenden Entwicklungsbahn macht sich der Einfluß der Luftatmung darin geltend, daß die Nasengrube die Oberlippe durchbricht und durch Verwachsung der beiden seitlichen Fortsätze das Organ ventral geschlossen wird bis auf eine primäre Choane, die hier zum ersten Male auftritt. Die äußeren Nasenlöcher behalten ihre ursprüngliche ventrale Lage, liegen aber dicht vor der Oberlippe, da das Maul ebenfalls vorderständig ist.

Die Amphibien (**295—297**) zeigen in ihrem Geruchsorgan deutliche Anpassungen an das Leben auf dem Lande. Bei den Fischen beeinflußt bloß der Inspirationsstrom die Riechschleimhaut, während bei den Landwirbeltieren der In- und Exspirationsstrom durch die Nase geht. Die vielen Querfalten fallen fort, da sie an der Luft verkleben und dem Luftstrom hinderlich sein würden. Weiter ist eine Zweiteilung der Nase eingetreten. Der obere, mediale Hauptraum ist ganz ausgekleidet vom Riechepithel, der untere, laterale von indifferenter Schleimhaut, mit Ausnahme des Jacobsonschen Organs, welches als Divertikel an der medialen Wand (**295** B, F) entsteht. Die eingeatmete Luft geht hauptsächlich durch den oberen Raum, welcher homolog ist der Nase der Dipnoer; der ventrale Raum wird über-

wiegend von der Exspirationsluft durchströmt und kann zur Prüfung der Nahrung dienen, indem er Riechstoffe aus dem Munde dem JACOBSONschen Organ zuführt; dieser Nebenraum ist als eine Hand in Hand mit dem Landleben erworbene Einrichtung anzusehen. Er fehlt gewissen Perennibranchiaten infolger sekundärer Rückanpassung an das Wasserleben, welche auch des JACOBSONsche Organs und des Tränenkanals entbehren. Dieser letztere entsteht aus der äußeren Haut, und zwar aus einer Rinne, welche bei der Verwachsung des Oberkieferfortsatzes mit dem äußeren Nasenfortsatz zurückbleibt (**307**). Um das Auge von Schmutz zu reinigen, finden wir bei allen Landwirbeltieren die Tränendrüsen, deren Sekret durch den Tränennasengang in die Nase und zwar immer in die Nähe des JACOBSONschen Organs geleitet wird, um dessen Umgebung möglichst feucht zu halten. Muscheln, d. h. durch Hartgewebe gestützte Falten, fehlen allen Amphibien. Eine schmale Gaumenfalte (**305**, 1 *gbl*) begrenzt lateral die kurze (primäre) Choane.

Bei den Reptilien macht sich die Anpassung an das Landleben in anderer Weise geltend. Im Zusammenhange mit der größeren Beweglichkeit wird der Kopf bei den meisten Amnioten spitzer als bei den Amphibien, was eine Annäherung beider Nares zur Folge hat. Während die Amphibien sich meist in feuchter Umgebung und damit in reiner Luft aufhalten, ist dies bei den Reptilien im allgemeinen nicht der Fall. So kommt es bei den Sauriern zur Ausbilduug eines Vorhofes (**304** *Vh*) mit gewöhnlichem Epithel und großer Schleimdrüse, in dem der in der Atemluft enthaltene Staub sich niederschlägt. Er fehlt bei den Schlangen und ist bei Schildkröten und Krokodilen wohl im Zusammenhang mit der Vorliebe für einen Aufenthalt im Wasser oder in der Nähe desselben klein. Zu einer höheren Stufe als bei den Amphibien entwickelt sich das Geruchsorgan der Reptilien durch eine von der lateralen Wand entspringende und von Knorpel gestützte Muschel (**304** C), zu der bei Krokodilen (**304** H) noch zwei ähnliche Bildungen (Prae- und Postconcha) kommen. Auf der lateralen Seite der Choane findet sich ein Gaumenblatt (**305** *gbl*), durch welches vor und hinter der Choane eine Gaumenrinne entsteht. In diese mündet vorn das JACOBSONsche Organ selbständig aus. Nur bei *Sphenodon* und den Schildkröten (**304** A, F) hat es noch seine ursprüngliche Lage in der Nasenhöhle und die Ausmündung in die primäre Choane bewahrt. Bei allen Reptilien erhält sich auch die mediale Lage. Nur bei den Krokodilen ist es ganz rückgebildet. Die primäre Choane von *Sphenodon* und vielen Eidechsen ist ein sehr langer Spalt, welcher sich bei den höheren Formen nach hinten zu verkürzt. Bei Schlangen und Schildkröten verwandelt sich die primäre Choane in einen langen Choanengang (**305** 4, *chg*), in dem das Gaumenblatt mit dem medialen Vomerpolster verwächst. Bei Scinken und Krokodilen kommt es wie bei Vögeln und Säugern zur Bildung eines sekundären Gaumens, indem die beiderseitigen Gaumenblätter in der Mediane verwachsen und so einen Teil der Mundhöhle der Nasenhöhle hinzufügen. Diese Gaumenhöhle (Cavum nasopharyngeum) mündet mit der „sekundären Choane“ aus, die bei Scinken (**305** 2) und Vögeln (7) unpaar ist, während sie bei Krokodilen und Säugern (6) durch ein medianes Septum paarig wird. Durch Einlagerung von Knochen wird der sekundäre Gaumen hart. Die phyletische Entwicklung der Krokodile (**306**) zeigt sehr deutlich, daß die sekundären Choanen allmählich immer weiter nach hinten in die Nähe des Kehlkopfes verlagert werden.

Will man aus dem Geruchsorgan stammesgeschichtliche Folgerungen ziehen, so würden sie etwa lauten, wie folgt. *Sphenodon* (**304** A) ist durchaus primitiv: kurzer Vorhof, kleine Muschel, lange Choane, in die vorn das Jacobsonsche Organ und der Tränenkanal einmünden. Unter den Sauriern zeigen manche Agamiden ursprüngliche Verhältnisse durch die lange Choane (B, B'), während sie in dem verlängerten Vorhof, in der Rückbildung der Muschel und in dem selbständigen Jacobsonschen Organ sich weiterentwickelt haben. Die Varaniden sind vermutlich die Stammformen der Schlangen, denn ihr Schädel ähnelt demjenigen der Ophidier, und ihre Choanenrinne ist hinter dem Jacobsonschen Organ eine Strecke verwachsen durch Vereinigung der Gaumenblätter mit dem Vomerpolster. Bei den Schlangen setzt sich dieser Prozeß weiter nach hinten fort und führt zur Bildung langer Choanengänge (F). Die Krokodile und die Schildkröten müssen sich wegen ihrer Besonderheiten schon sehr früh abgespalten haben. Es ergiebt sich etwa folgendes Bild:



Das Geruchsorgan der **Vögel** (**312**) schließt sich an dasjenige der Saurier insofern an, als es aus Vorhof- und Nasenhöhle zusammengesetzt ist. Als Neubildung entsteht im Vorhof eine Muschel, und hinter der eigentlichen Muschel eine Nebenhöhle. In der Nebenhöhle findet sich eine dritte Muschel (der Riechhügel), welche allein das Riechepithel trägt, während die beiden anderen die respiratorische Bedeutung der Nasenhöhle unterstützen. Beide Nasenhöhlen münden durch eine gemeinsame sekundäre Choane (**305** 7, *ch''*) in die Mundhöhle aus. Das Jacobsonsche Organ läßt sich nur bei Embryonen nachweisen.

Bei den **Säugern** erreicht das Geruchsorgan den höchsten Grad seiner Entfaltung. Die Nasenhöhle wird vielfach so groß, daß sie sich hinten unter das Gehirn schiebt (**316**, **319**). Sie schließt nach hinten ab mit der von vielen Olfactoriusfasern durchbohrten Siebbeinplatte des Ethmoids. Das Geruchsorgan läßt sich von einfachen Zuständen der Saurier ableiten, insofern es aus einem vorderen respiratorischen und einem hinteren olfactorischen Abschnitt besteht, die aber beide ineinander übergehen. Die Concha der Reptilien wird bei den Säugern zur vorderen (unteren) Nasenmuschel (Maxilloturbinale), welche vielfach in sehr komplizierter Weise eingerollt ist, um die Atemluft anzuwärmen und von Staub zu reinigen. Dazu kommen als Neubildungen hinzu das Nasoturbinale und die mit Riechepithel überzogenen Ethmoturbinalia. Der vorn harte, hinten weiche sekundäre Gaumen (**305** 6) entspricht morphologisch dem der Scinke, Krokodile und Vögel, insofern er durch eine mediane Vereinigung der Gaumenblätter gebildet wird, welche Uebereinstimmung natürlich als H o m o i o l o g i e anzusehen ist. Eine Rückbildung der Siebbeinmuscheln erfolgt bei Bartenwalen (**332**), Altwelt-

affen und Menschen (**329** A), völliger Schwund bei Zahnwalen (**333**). Die respiratorische Funktion bleibt aber stets erhalten. Das JACOBSONsche Organ ist nur bei niederen Säugern (**323**) wohlentwickelt, bei manchen höheren Ordnungen rückgebildet oder verloren gegangen. Es mündet, wie bei Sauriern, am vorderen Ende der primären Choane aus. Bei der Bildung des Gaumens bleibt diese Stelle als STENOscher Gang (Canalis incisivus, **315** *c. i*) erhalten und führt von der Nasenhöhle in die Mundhöhle. Die zu anderen Zwecken entstandenen Sinus der Schädelknochen bilden Nebenräume der Nasenhöhle, sind aber, wie es scheint, ohne Beziehungen zu deren Funktionen.

Bezüglich der vielumstrittenen **Bedeutung des JACOBSONschen Organs** mache ich darauf aufmerksam, daß es bei den Amphibien (**295**) zuerst an der primären Choane auftritt, also offenbar im Zusammenhange mit der Lungenatmung und zwar mit dem Exspirationsstrom (SEYDEL) steht. Bei diesen Tieren muß also das Nasenbodenorgan dazu dienen, Riechstoffe wahrzunehmen, welche mit der Nahrung in die Mundhöhle gelangt sind. Diese Deutung wird noch wahrscheinlicher dadurch, daß bei Sauriern und Schlangen (**304**) das Organ mit seiner Mündung in die Mundhöhle übertritt. Die Säuger sprechen nicht gegen diese Ansicht, denn man darf nicht annehmen, daß der Canalis incisivus, der ja häufig äußerst eng oder verschlossen ist, die Riechstoffe zuleitet. Dieser Kanal dient zum Schleimabfluß und tritt erst sekundär in Beziehung zum JACOBSONschen Organ, welches seine Riechstoffe von den Choanen her mit dem Exspirationsstrom empfängt. Das Organ ist immer dann gut ausgebildet, wenn die Nahrung durch die Zähne verletzt oder zerbissen (Amphibien, Eidechsen, Insectivoren, Marsupialier, Nager, Carnivoren) oder zermahlen (Schnabeltier, Wiederkäuer, Pferd) oder wenigstens angestochen (Schlangen) wird, so daß die in ihr enthaltenen Riechstoffe frei werden. Es verkümmert aber, wenn die Nahrung unzerkleinert oder in großen Bissen rasch heruntergeschluckt wird, wie bei den Insekten fressenden Chamäleonen und Fledermäusen und bei den herbivoren Vögeln. Es bildet sich auch mehr oder weniger zurück bei Wassertieren, welche ihre Nahrung zusammen mit viel Wasser herunterschlucken, weil dann alle Riechstoffe fortgeschwemmt werden: *Necturus, Proteus* (**295** A), Krokodile, Schildkröten, Robben, Wale. *Ornithorhynchus* steht nicht im Gegensatz zu dieser Auffassung, denn er sucht zwar seine Muschelnahrung am Boden des Burnettriver, zerquetscht sie aber an der Oberfläche mit dem Kopfe über Wasser. Da *Echidna* ein gut entwickeltes JACOBSONsches Organ besitzt, ist anzunehmen, daß sie die Ameisen und Würmer in der Mundhöhle durch die Zunge mehr oder weniger zerdrückt. Bei den Wasserschlangen hängt die Größe des Organs vielleicht damit zusammen, daß sie erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit sich an das feuchte Element angepaßt und daher das JACOBSONsche Organ noch nicht rückgebildet haben, während bei der Riechschleimhaut dieser Vorgang schon angefangen hat. Unabhängig von der Art der Nahrungsaufnahme, aber im Zusammenhange mit der allgemeinen Reduktion des Riechvermögens, vielleicht auch der stärkeren Entfaltung der Geschmacksorgane, scheint sich das JACOBSONsche Organ bei manchen Fledermäusen, Affen und beim Menschen rückgebildet zu haben. Aehnlich wie bei Insekten mehrere Riechorgane vorkommen, so besitzen die Wirbeltiere von den Amphibien an zwei solche Apparate, ein dorsales inspiratorisches und ein ventrales exspiratorisches Geruchsorgan. Das letztere scheint immer

von Schleim erfüllt zu sein, welcher wohl die Fähigkeit hat, gewisse Riechstoffe besonders aufzuspeichern, aber man darf deshalb nicht mit BROMAN behaupten, das JACOBSONsche Organ sei „das für das Landleben akkommodierte alte Wassergeruchsorgan der Wirbeltiere", denn das letztere, d. h. die Nase der Fische ist homolog dem inspiratorischen Riechorgane der Tetrapoden und hat mit dem JACOBSONschen Organ nichts zu tun. Wahrscheinlich besitzt aber das JACOBSONsche Organ auch schon bei den Fischen einen Vorläufer. In I, S. 582 habe ich auf den Nervus terminalis als den medialen Ast des Olfactorius der Fische aufmerksam gemacht, der eine bestimmte Region der Nase versorgt und daher vermutlich eine besondere Riechfunktion (Aasgeruch, Prüfung des Atemwassers?) vermittelt. Es spricht manches dafür, bedarf aber noch näherer Untersuchung, daß aus ihr das JACOBSONsche Organ hervorgegangen ist, das sich dann beim Uebergange zum Lande auf eine andere Funktion, nämlich auf die Prüfung der zerkleinerten Nahrung, eingestellt hat. Wenn zwei Geruchsorgane nebeneinander bei Wirbeltieren vorkommen, kann dies seinen Grund darin haben, daß der sie feucht erhaltende Schleim eine verschiedene chemische Zusammensetzung besitzt und daher verschiedene Riechstoffe festhält. Wasser löst z. B. sehr viele Riechstoffe, aber nur schwer Moschus, Kampfer, Naphthalin und Skatol. Das Sinnesepithel der beiden Organe braucht dabei keine histologischen Unterschiede aufzuweisen.

Zum Schluß seien noch einige allgemeine Entwicklungsprinzipien mit Rücksicht auf die Geruchsorgane erwähnt. **Homoiologien** sind häufig zu verzeichnen. Eine Choane bildet sich bei *Myxine*, bei *Chimaera* und bei den Dipnoi, von denen sie sich weiter auf die Amphibien und alle Amnioten vererbt. Choanengänge entstehen unabhängig voneinander bei Schlangen (**304** E) und bei Schildkröten (F) durch Verwachsung der Gaumenblätter mit dem Vomerpolster. Eine blindsackartige Verlängerung des respiratorischen Nasenteils tritt bei manchen Agamiden (B') und einigen Schlangen auf. Ein sekundärer Gaumen bildet sich in ähnlicher Weise durch mediane Vereinigung der Gaumenblätter bei Scinken (**309** 2), Krokodilen, Vögeln (5) und Säugern (6), immer zu dem Zwecke, um die eingeatmete Luft möglichst nah an den Kehlkopf heranzubringen. Die Barten- und die Zahnwale verlagern die äußeren Nasenöffnungen an die höchste Stelle des Kopfes, um beim Auftauchen leicht die Luft einziehen zu können. Die Nasenhöhle der Fische zeigt Querfalten, welche beim Uebergange zum Lande verschwinden, aber bei den ins Wasser zurückgewanderten Perennibranchiaten wieder auftreten. Aus dem kontinuierlichen Sinnesepithel entwickeln sich Sinnesknospen in dem Seitenzweige der Ganoiden-Teleosteer, aber auch bei den Dipnoi-Amphibien.

Ausnutzungsprinzip. Bei den Cyclostomen wird der zufällig neben den Riechorganen gelagerte Hypophysenkanal für die Wasserbewegung nutzbar gemacht. Die Gaumenfalten spielen bei den Amphibien eine untergeordnete Rolle, von den Reptilien an aber werden sie stark vergrößert und zum Aufbau des sekundären Gaumens verwandt. Die Furche zwischen Oberkiefer und äußerem Nasenfortsatz (**307**) ist infolge ihrer Lage der Abflußweg des Sekrets der Augendrüsen, was zur Bildung des Tränennasenganges führt, durch den dieses Sekret zur Anfeuchtung des JACOBSONschen Organs weitergeleitet wird. Abgesehen von den Ganoiden und den Teleosteern finden wir bei den Wirbeltieren ganz allgemein, daß das Atemwasser bzw. die Atemluft durch

die Nase geleitet wird, wodurch diese Strömungen in den Dienst der Nahrungssuche und der Prüfung der Umgebung gestellt werden.

Exzessive Bildungen sind meines Wissens bei den Geruchsorganen selten (*Nasalis larvatus*, **345**), dagegen sind **Rückbildungen** sehr häufig. Das Osphradium der Prosobranchier verkümmert mehr oder weniger, wenn diese Schnecken ans Land gehen. Die zur Vergrößerung der Oberfläche dienenden Falten der Fischnase verschwinden beim Uebergange zum Landleben, weil sie an der Luft leicht verkleben würden. Die Landerwerbungen der Amphibiennase: ventraler Nebenraum für den Exspirationsstrom, JACOBSONsches Organ, äußere Nasendrüse und Tränengang, verschwinden bei den Perennibranchiaten infolge der Rückwanderung ins Wasser. Die sekundäre Anpassung an das Wasser beeinträchtigt häufig das Riechvermögen (Wasserschlangen, Robben und besonders Zahnwale), was insofern merkwürdig ist, als viele Wirbellose und die Fische beweisen, daß das Riechen im Wasser sehr wohl möglich ist. Es muß also die einmal an den Landaufenthalt angepaßte Riechschleimhaut der Wirbeltiere die Fähigkeit verloren haben, die Berührung mit Wasser zu vertragen. Die Muschel bildet sich bei manchen Agamiden und Chamäleonen zurück, vermutlich weil das Auge bei der Nahrungssuche in erster Linie tätig ist. Vielleicht trifft dieselbe Erklärung für die Rückbildung des Riechvermögens der catarrhinen Affen und des Menschen zu. Auf den Zusammenhang zwischen der Art der Nahrungsaufnahme und der Rückbildung des JACOBSONschen Organs wurde schon oben hingewiesen.

Viele Tatsachen dieses Kapitels sind einer **Lamarckistischen Betrachtungsweise** günstig, d. h. sie sprechen dafür, daß viele Organe durch Reize der Umgebung oder der Lebenstätigkeit hervorgerufen und durch sie verändert werden können. Die Riechgruben der Turbellarien, Nemertinen und Ringelwürmer, sowie die mit Riechhaaren besetzten ersten Antennen der Krebse liegen vorn am Kopf, weil diese Körperregion bei der Bewegung mit den Riechstoffen zuerst in Berührung kommt. Das Osphradium der Schnecken entwickelt sich an der Basis der Kieme im Bereiche des zufließenden Atemwassers. Die Geschmacksorgane entstehen im Munde oder in dessen Nähe, also dort, wo die chemischen Reize der Nahrung sich geltend machen. Indem die Cyclostomen zu einer halbparasitischen Lebensweise übergingen, verbreiterten sie das Maul zu einer Saugscheibe, und dieser Umstand drängte die beiden Nasengruben zusammen und vereinigte sie mit dem Hypophysenkanal. Die merkwürdige Kopfform des Hammerhais (*Sphyrna*, **279**) ist die Folge des stark vergrößerten Geruchsorgans, also wohl einer intensiven Riecharbeit. Der ventrale Nebenraum der Amphibiennase kann als eine Wirkung des Exspirationsstroms angesehen werden, wie dieser auch das Riechepithel gereizt und dadurch die Bildung des JACOBSONschen Organs veranlaßt haben kann. Der Vorhof und die Muschel der Reptiliennase dürften umgekehrt auf den Inspirationsstrom zurückgeführt werden, ebenso die starke Einrollung der Muscheln bei den Säugern und ihre zunehmende Zahl. Die Entstehung des Tränenganges durch den Reiz des abfließenden Augensekrets wurde oben schon erwähnt. Die beiden Rüsselfinger des afrikanischen Elefanten sind vermutlich durch Berührungsreize und durch Uebung ausgebildet worden. Selbstverständlich fehlt in allen diesen Fällen der zwingende Beweis, daß die betreffende Struktur durch den Reiz erzeugt wurde. Wenn aber Sinnesorgane immer gerade dort auf-



treten, wo der für sie notwendige Reiz besonders intensiv wirkt, so ist ein innerer Zusammenhang beider Erscheinungen zum mindesten sehr wahrscheinlich. Wären die Riechorgane reine Zufallsbildungen, so sollte man erwarten, sie zuweilen auch an einer weniger günstigen Stelle anzutreffen, z. B. am hinteren Körperende.

Andererseits finden wir auch bei den Geruchsorganen Einzelheiten und Wachstumsverhältnisse, die sich aus der Lebenstätigkeit oder der Reizwirkung der Umgebung nicht erklären lassen, die wir also auf **Selektion nützlicher Mutationen** zurückführen müssen. Ich denke hier z. B. an die über die ganze Haut verbreiteten Riechzellen der Echinodermen und Mollusken, an die eingesenkten Riechhaare der Insekten (Grubenhaare, Grubenkegel, Champagnerpfropfenorgane, **263**), an das allmähliche Heranrücken der Riechgruben der Selachier zum Munde, an die seitlichen Nasenfortsätze, durch deren Verwachsung die Einströmungs- und Ausströmungsöffnung bei den Knochenfischen gebildet wird, so wie auch der Boden der Nasenhöhle bei den Dipnoi und den höheren Formen. Ebenso wird man schwerlich das Auftreten einer äußeren Nasendrüse von den Amphibien an und dasjenige der JACOBSONschen Drüse als eine Folge der Riechreize ansehen können. Die Abschnürung des JACOBSONschen Organs von der primären Choane und seine Ausmündung in die Mundhöhle bei den Reptilien, die allmähliche Verschiebung der Choanen der Reptilien nach hinten in die Nähe des Kehlkopfes, ferner das Auswachsen der Gaumenblätter zu einem sekundären Gaumen bei Reptilien, Vögeln und Säugern, die allmähliche Verlagerung der Mündung des JACOBSONschen Organs der Säuger in den STENOschen Kanal hinein, die Wanderung der Nares der Wale an die höchste Stelle des Kopfes, alle solche im Laufe langer Zeiträume eingetretenen Aenderungen in der Lage und im Wachstum, deren Nutzen auf der Hand liegt, lassen sich ungezwungen nur darwinistisch erklären. In anderen Fällen bleibt der Weg der phyletischen Differenzierung zweifelhaft. Die Bildung der Choanen bei *Myxine, Chimaera* und *Dipnoi* kann auf dem Druck des in die Nase aufgenommenen Wassers beruhen oder auf zufälligen Mutationen. Die bei der Nase der Wirbeltiere so oft beobachteten Nebenräume (Nebensäcke der Knochenfische, Sinus der Krokodile und Säuger, Siebbeinzellen) entziehen sich ebenfalls einer sicheren Beurteilung.

L. Geschmacksorgane der Wirbeltiere.

Ueber das Schmecken der wirbellosen Tiere haben wir das Wichtigste bei den Geruchsorganen mitgeteilt. Wir sahen, daß Blutegel sehr wahrscheinlich schmecken können. Bei Seesternen sind die Füßchen Träger der Geschmacksempfindungen. Schnecken und Tintenfische schmecken mit Sinneszellen der Mundhöhle. Dazu kommen Subradularorgane bei Chitonen und Dentalien. Bei den Krebsen scheinen die ersten Antennen das Schmecken zu vermitteln, bei den höheren Krebsen auch Sinneszellen an den Mundwerkzeugen und Thoracalbeinen. Welche Organe hierbei tätig sind, ist noch unsicher. Ein Schmeckvermögen ist für viele Insekten nachgewiesen worden und kommt zustande durch Grubenkegel oder freie Borsten an den Mundwerkzeugen oder in der Mundhöhle.

Viel genauer sind wir unterrichtet über die Geschmacksorgane der Wirbeltiere, welche uns als Sinnesknospen von sehr einheitlichem Bau



entgegentreten. Sie differieren in den verschiedenen Klassen eigentlich nur in der Anordnung. Bei den Säugern erheben sie sich durch ihre Lokalisation auf bestimmten Papillen und durch ihre Verbindung mit Drüsen zu besonderer Ausbildungshöhe. Ob der *Amphioxus* schmecken kann, ist zweifelhaft. Er besitzt aber Sinnesknospen am Velum und den hinteren Cirren ähnlicher Art wie an den äußeren Cirren, und danach muß man vermuten, daß er schmecken kann.

Bezüglich der **Fische** haben wir schon hervorgehoben, daß in der Mundhöhle und in der Umgebung des Mundes sehr häufig Epithelknospen vorkommen, welche sich histologisch nicht trennen lassen von den Sinnesknospen der Haut. Es liegen hier vielleicht Wechselsinnesorgane vor, welche sowohl für taktische wie für chemische Reize empfänglich sind, obwohl sich manches gegen eine solche Auffassung sagen läßt (s. S. 9). Die Knospen sitzen in der Mundhöhle überall, nicht bloß auf der kleinen Zunge und finden sich besonders zahlreich auf Papillen und Falten. Von den Geruchsknospen mancher Fische sind sie deutlich durch die sekundären Sinneszellen unterschieden, während diejenigen der Riechschleimhaut stets primäre sind. Daß Fische schmecken können, läßt sich daraus entnehmen, daß sie manchen Bissen in den Mund nehmen, aber dann wieder ausspucken. So verfahren z. B. Katzenhaie mit Sardinen, welche durch Chinin unschmackhaft gemacht worden sind. Bei dem Wels *Amiurus* sind auch Schmeckknospen in der Rumpfhaut vorhanden (s. S. 54), denn das Tier dreht sich um, sobald ein Köder neben diese gehalten wird.

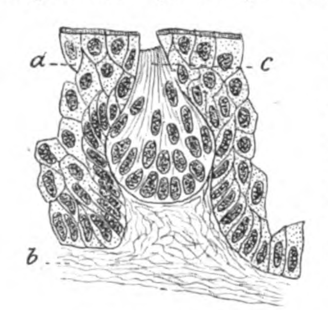


Fig. **335**. Geschmacksknospe vom Zungenrücken von *Necturus maculatus* nach KINGSBURY. *a* Epithelzellen, *b* Bindegewebe, *c* Geschmacksknospe.

Mit dem Uebergang zum Landleben verschwinden die Geschmacksknospen aus der äußeren Haut und beschränken sich auf die Mundhöhle, weil sie ein feuchtes Medium voraussetzen. Bei den **Amphibien** finden sie sich in weiter Verbreitung, namentlich auf Falten derselben. Besonders häufig werden sie angetroffen nach innen von den Zähnen, am Gaumen, an den Rändern der Zunge, am Boden und nach hinten zu bis in den Anfang des Schlundes. Bei den niederen Urodelen sind es noch vielfach kleine Gebilde (**335**), welche ganz an die Geschmacksknospen der Fische erinnern. Bei *Salamandra* und den Anuren sind es größere flache oder wenig gewölbte Komplexe von Epithelzellen, sog. Endscheiben, welche namentlich auf der freien Fläche der pilzförmigen Zungenpapillen (Pap. fungiformes) angetroffen werden. Ihr feinerer Bau ist aus **336** ersichtlich. Die Kerne verteilen sich auf 3–4 Schichten. Die äußersten gehören zu den sog. Zylinderzellen mit längsstreifigem Protoplasma. Darunter liegt eine zweite Lage von Zellen, welche ebenfalls den Charakter von Stützzellen haben. Die dritte und vierte Schicht gehört zu den „Stäbchenzellen", welche sehr schmal und um den Kern herum angeschwollen sind. Es sind dies die Sinneszellen (*b, c, e*), an welche sich die Nervenfasern mit rundlichen Endplatten anlegen. Sie entstammen einem Geflecht von Fasern, welches in feinerer Form subepithelial und in gröberer Form im Bindegewebe unter der Endscheibe sich ausbreitet. Die Markscheide hört

kurz vorher auf. Manche varicöse Fasern steigen als freie Nervenendigungen (*d*) bis zur Oberfläche des Epithels empor, andere enden mit Anschwellungen an den Stützzellen. Ueber die genaue Funktion dieser Gebilde sind wir noch nicht unterrichtet. Es spricht viel dafür,

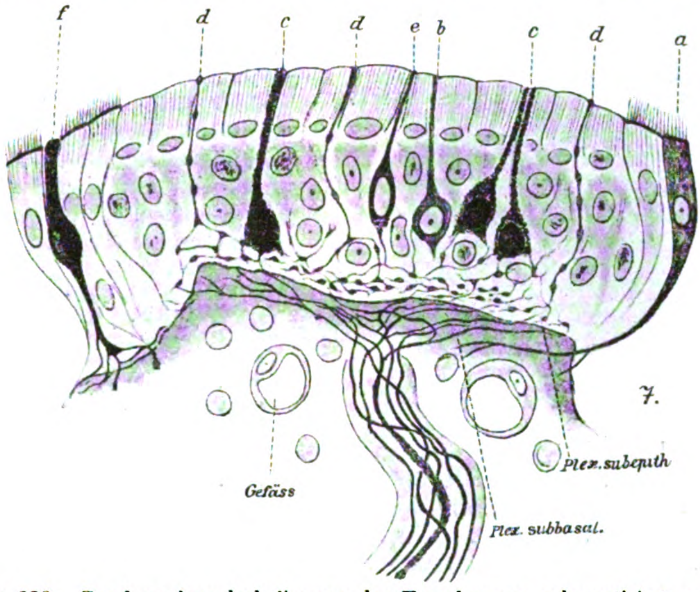


Fig. 336. Geschmacksendscheibe aus der Froschzunge, schematisiert, nach NIEMACK. *a* freie Nervenendigungen, *b, c, d* Nervenzellen in Form von Stäbchenzellen, *e, f* Zellen außerhalb der Endscheibe.

daß sie beim Frosch zum Tasten und nicht zum Schmecken dienen, denn die Zunge wird beim Fangen der Insekten herausgeschlagen und wickelt sie gleichsam ein, während sie die Mundhöhle ungekaut sehr rasch passieren, so daß kaum Gelegenheit zum Schmecken vorhanden ist. Die im Wasser lebenden Amphibien zerbeißen ihre Nahrung vielfach. Der Unterschied im Bau erklärt sich also wohl so, daß die bei den Wasserformen zum Schmecken dienenden Sinnesknospen bei den Fröschen ganz oder überwiegend zu Tastorganen geworden sind.

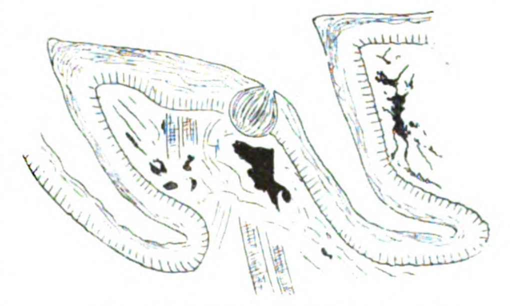


Fig. 337. Sagittalschnitt durch die Zunge von *Lacerta agilis*. Die Zungenfalten sind quer getroffen, die vordere trägt eine Geschmacksknospe. Nach MERKEL.

Die **Reptilien** besitzen Geschmacksknospen an den verschiedensten Stellen der Mundhöhle, wo das Epithel noch einen weichen, nur schwach verhornten Charakter aufweist. So nach innen von den Zähnen, auf der Zunge, am Dach und am Boden der Mundhöhle, bei Schlangen auch an der Scheide der Giftzähne. Bei *Lacerta* trägt der hinterste Teil der Zunge Querfalten, und hier kommen sie im oberen Teil

derselben vor (**337**). Bei Krokodilen ist das Dach der Mundhöhle vorn stark verhornt, und die Knospen sitzen daher hinten unter dem Pterygoid (**339** A), einem weichen Wulste eingelagert. Nach HALLER kommen sie auch auf dem Zungenrücken vor. Alle diese Knospen haben die gewöhnliche becherförmige Gestalt und sind entweder ebenso hoch wie das umgebende Epithel (**338**) oder höher (**337**) oder kleiner als dieses. Die fadenförmigen Sinneszellen enden mit kleinen Stiftchen und liegen zwischen zylindrischen Stützzellen. Das Geschmacksvermögen der

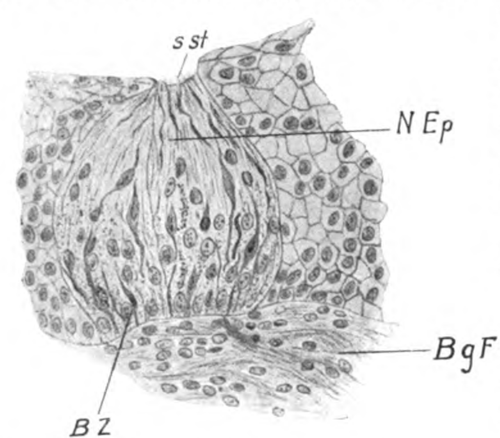


Fig. **338**. Geschmacksknospe von *Crocodilus niloticus* nach BATH. *BgF* Bindegewebsfaser, *BZ* Basalzellen, *NEp* Neuroepithelzellen, *sst* Sinnesstäbchen.

Reptilien läßt sich daran erkennen, daß oft eine bestimmte Nahrung bevorzugt wird. An Schildkröten wurde z. B. beobachtet, daß sie ein Gemenge von Seefisch- und Pferdefleisch ins Maul nahmen, aber dann ersteres wieder ausspieen. Ein *Cinosternum cruentatum* fraß 7 Jahre lang nur Mehlwürmer, dann plötzlich nur Fische.

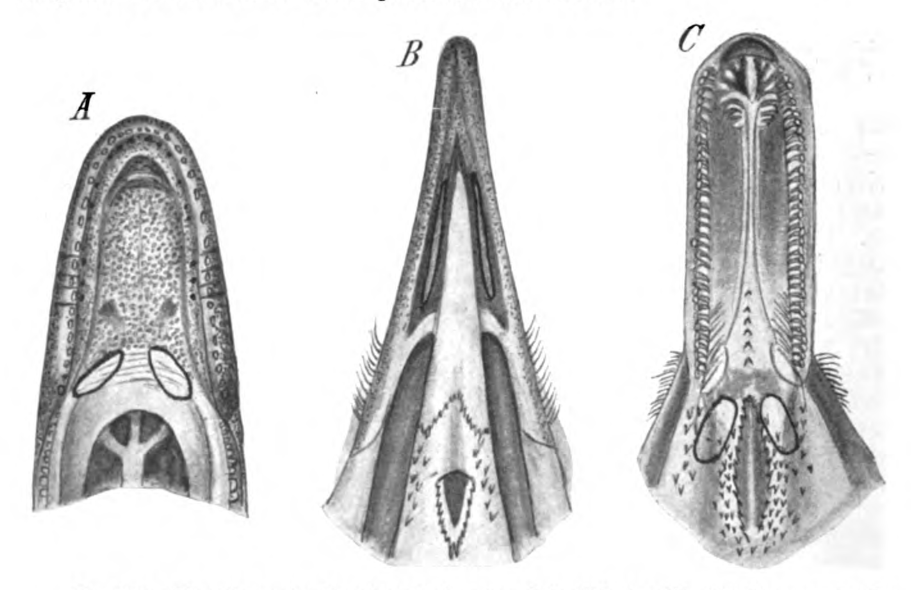


Fig. **339**. Verteilung der Geschmacksknospen bei *Alligator* (**A**), *Turdus merula* (**B**) und Hausente (**C**). Die Stellen, wo die Geschmacksknospen sitzen, sind tiefschwarz umzogen, bei A und C am Dach, bei B am Boden der Mundhöhle. Nach BATH.

Die Geschmacksknospen der **Vögel** liegen hauptsächlich im hinteren Teil der Mundhöhle, am Gaumen (**339** C) und in der wenig verhornten Rachenhaut. Wenn die Zunge schmal ist (B), kommen sie auch neben ihr

im weichhäutigen Teile des Bodens vor, bei Papageien auch im hinteren weichen und drüsenreichen Teil der Zunge. Sie werden auch besonders bei jungen Vögeln an anderen Stellen einzeln angetroffen, z B. in den

Fig. 340. **A** Geschmacksknospe von *Hirundo rustica* nach BATH. *Bgf* Bindegewebsfasern, *Hz* Hüllzellen, *Kg* Knospengrübchen, *Nz* Neuroepithelzelle, *P* Geschmacksporus, *Sst* Sinnesstäbchen, *St.c*, *St.M*, Stratum corneum, Str. Malpighii, *Stz* Stützzellen. **B** aus der Zunge des Amazonenpapageis nach GRESCHICK mit subgemmalem Nervengeflecht.

hinteren Regionen der Zunge und des harten Gaumens, also in einem stark verhornten Epithel. Sie sind nicht wie bei Säugern an bestimmte Papillen gebunden, haben eine eiförmige bis zylindrische Gestalt, je nachdem zahlreiche oder wenige Sinneszellen in ihnen vorhanden sind. Die Sinnes- und Stützzellen werden meistens umgeben von einem Mantel kleiner Zellen, sog. Hüllzellen (**340** A, *Hz*), welche modifizierte Epidermiszellen sind und zum Schutz dienen. Bei den sehr großen tonnen-

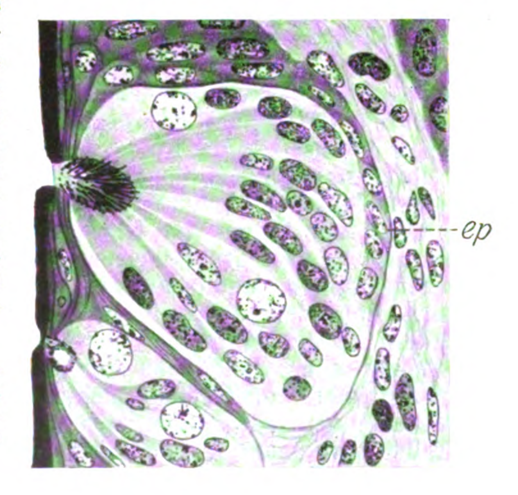


Fig. 341. Große Geschmacksknospe aus dem Randorgan (Papilla foliata) einer Kaninchenzunge nach HEIDENHAIN. *ep* Epidermiszellen (Basalzellen).

förmigen Knospen der Papageien fehlen die Hüllzellen (**340** B), und eine Unterscheidung von Sinnes- und von Stützzellen ist nicht möglich, da sie ineinander übergehen und als verschiedene Zustände der Sinneszellen anzusehen sind. Zuweilen schmiegen sich die Knospen dicht an und zwischen die Ausführgänge von Drüsen.

Die Geschmacksknospen der **Säuger** sitzen auf der Zunge, der vorderen Fläche des weichen Gaumens, der Epiglottis und Pharynxwand, bei menschlichen Embryonen auch am harten Gaumen und im Anfangsteil des Oesophagus. Die Zunge wird versorgt in dem vorderen vor den Wallpapillen gelegenen Abschnitt von dem Ramus lingualis trigemini, dem sich die Chorda tympani des Facialis anlegt, an der Wurzel einschließlich der Wallpapillen von dem Glossopharyngeus. Der Bau der Geschmacks-

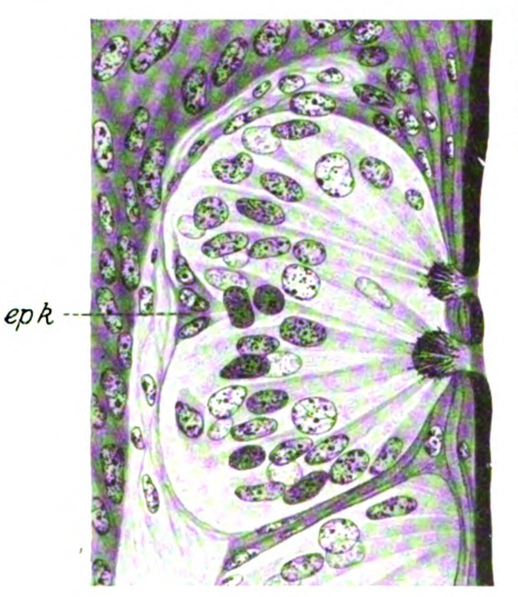


Fig. 342.

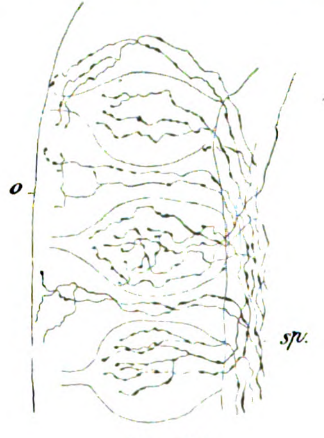


Fig. 343.

Fig. 342. Zweiporige Geschmacksknospe aus dem Randorgan einer Kaninchenzunge nach HEIDENHAIN. *epk* Keil von Epidermiszellen.

Fig. 343. Geschmacksknospen der Papilla foliata des Kaninchens. Die Nerven sind nach der Methylenblaumethode gefärbt. Nach RETZIUS. *o* Oberfläche des Epithels, *sp* subepithelialer Plexus.

knospen zeigt bei verschiedenen Arten nur geringe Unterschiede und mag durch **341** erläutert werden. Die rundlichen oder eiförmigen Knospen durchsetzen die Epidermis und beginnen in einem bald flachen, bald etwas tieferen Knospengrübchen (Ampulle), in welches jede Zelle mit einem Stiftchen hineinragt. Trotz des verschiedenartigen Aussehens sind daher alle Zellen der Knospen als Sinneszellen anzusehen. Sie treten uns in zwei Hauptformen entgegen, die früher als Stützzellen und Sinneszellen unterschieden wurden. Die ersteren sind breit, vacuolig, haben einen großen runden chromatinarmen Kern und sitzen besonders an der Peripherie der Knospe; die letzteren sind schmäler und haben einen länglichen kompakten Kern. Da alle Uebergänge zwischen ihnen vorkommen, müssen sie als verschiedene Stadien der Sinneszellen beurteilt werden, was vielleicht damit zusammenhängt, daß die Zellen, wie auch die ganzen Knospen, sich durch Teilung vermehren

können. Die Knospen sind sehr verschieden groß uud enthalten bald wenige, bald viele Zellen. In ihre Basis schieben sich häufig benachbarte Epidermiszellen (*ep*, sog. Basalzellen) ein und können dann keil-

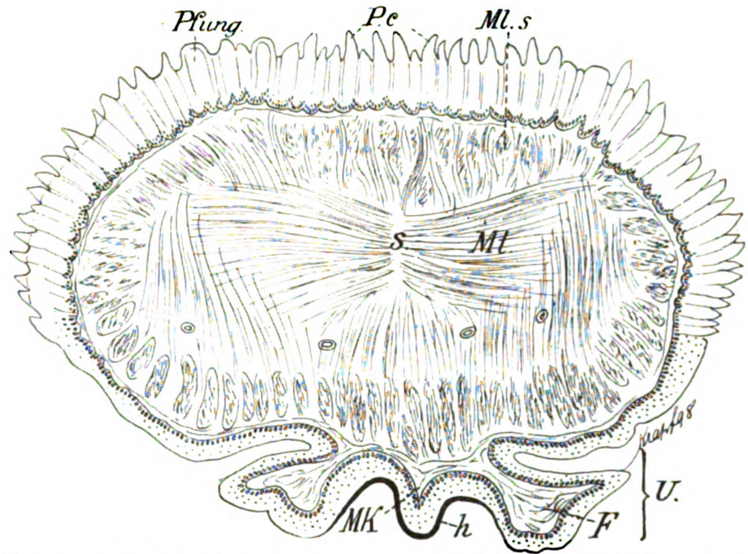


Fig. **344.** Querschnitt durch die Zunge und Unterzunge (*U*) von *Sminthopsis crassicaudata* nach OPPEL. *S* Septum linguae, *M.t* Musculus transversus, *M.l.s* Musculus longitudinalis superior, *P.fung* Papilla fungiformis, *P.c* Papillae conicae, *F* Flügel, *h* Hornschicht, *M.k* Medianer Kiel der Unterzunge.

artig (**342** *epk*) nach oben auswachsen und die Knospen in zwei zerlegen, nachdem die Ampulle sich vorher geteilt hat. An dem Randorgan der Kaninchenzunge sind 2—4 porige Knospen nicht selten, aber

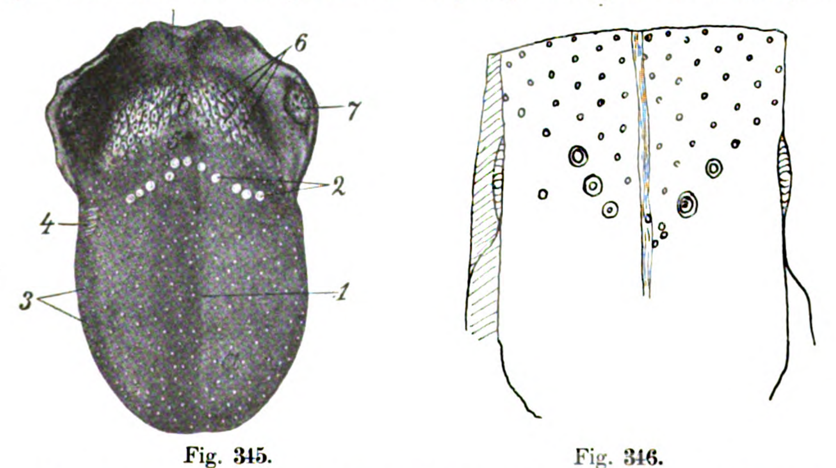


Fig. 345. Fig. 346.

Fig. **345.** Zunge des Menschen nach ELLENBERGER-BAUM. *a* Zungenspitze, *b* Wurzel, *1* Raphe, *2* Papillae vallatae, *3* Papillae fungiformes, *4* Papilla foliata, *5* Foramen coecum, *6* Zungenbälge, *7* Tonsille, *8* Epiglottis.

Fig. **346.** Hinterende einer Hundezunge mit Pilz- und Wallpapillen und Randorgan. Eine Wallpapille ist durch 4 Pilzpapillen ersetzt. Nach BECKER.

es sind auch solche mit 5 und 6 Poren beobachtet worden. Alle aus einer Mutterknospe entstammenden Sinnesorgane liegen in einer Reihe nebeneinander. Die Nervenfasern bilden einen subepithelialen Plexus (**343** *sp*), aus dem Ausläufer an die Knospen und zwischen sie bis zu den obersten Schichten emporsteigen.

Während nun die Geschmacksknospen auf dem Gaumen und dem Kehldeckel nicht auf Erhebungen sitzen, sind sie auf der Zunge gebunden an bestimmte Papillen. Von diesen werden vier verschiedene Sorten unterschieden, welche mit vereinzelten Ausnahmen bei allen Säugern vorkommen.

1. **Papillae filiformes s. conicae** (**344** *Pc*); ohne Geschmacksknospen und Drüsen, faden- oder kegelförmig, gespalten oder mit sekundären Fäden besetzt. Sie sind weich

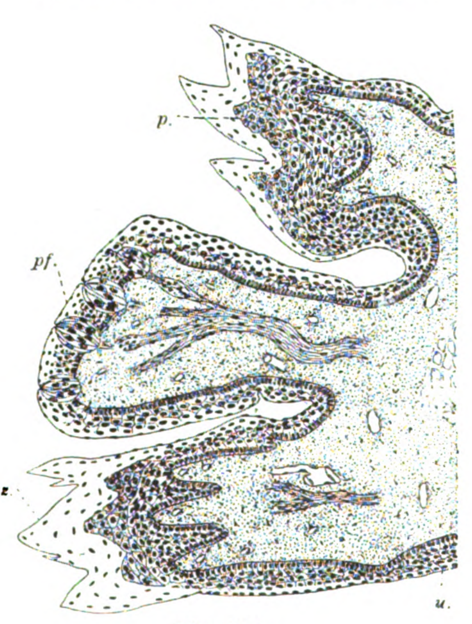


Fig. 347.

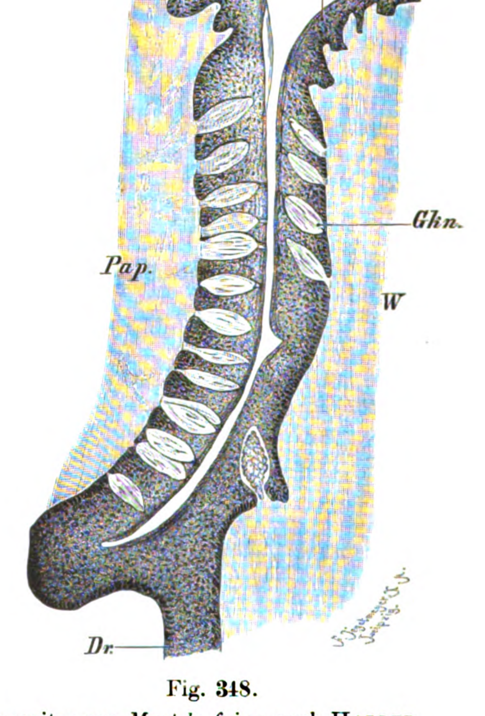


Fig. 348.

Fig. **347**. Längsschnitt durch die Zungenspitze von *Mustela foina* nach HALLER. *pf* Pilzpapille, *z* Zahnpapille, *p* Epidermispolster derselben, *u* Unterseite der Zunge.

Fig. **348**. Teil eines Längsschnitts durch eine Papilla vallata des Menschen. *Pap* Papille, *W* Wall. *Ep* Epithel der freien Fläche, *Gkn* Geschmacksknospe. Der Tangentialschnitt durch den Ausführgang einer serösen Drüse. Aus v. BARDELEBEN, Handbuch.

oder verhornt und gehen dann ohne scharfe Grenze in die bei vielen Säugern vorhandenen Hornzähne (**347** *z*) der Zunge über. Sie finden sich überall in größter Anzahl auf dem Rücken, an den Seiten, zuweilen auch auf der Unterseite der Zunge; außerdem an der Wurzel derselben bis zum Kehlkopf. Sie dienen der Tast-, Temperatur- und Schmerzempfindung oder haben als verhornte Zähne eine mechanische Bedeutung.

2. **Papillae fungiformes**, Pilzpapillen, ohne Drüsen, aber mit Geschmacksknospen an der Oberfläche. Sie fehlen bei den Monotremen, was wohl als ein sekundärer Zustand anzusehen ist. Sie finden sich besonders auf der vorderen Fläche des Rückens (**352—355** *e*), bei manchen Arten auch hinter den Wallpapillen. Beim Menschen (**345** 3)



Fig. **349**. Fig. **350**.

Fig. **349**. Papilla vallata der Maus nach OPPEL. *K* Geschmacksknospe, *Ausf* Ausführgang einer serösen Drüse, *E* Epidermis.

Fig. **350**. Papilla vallata (*Pv*) des Eichhörnchens nach OPPEL.

verteilen sie sich über den ganzen Rücken und erscheinen infolge der durchschimmernden Blutgefäße als rote Punkte. Bei manchen Säugern beschränken sie sich besonders auf die seitlichen Partien. Vielfach läßt sich eine Anordnung in Schrägreihen feststellen (**346**). Sie haben eine knopfförmige oder durch Einschnürung an der Basis pilzförmige Ge-

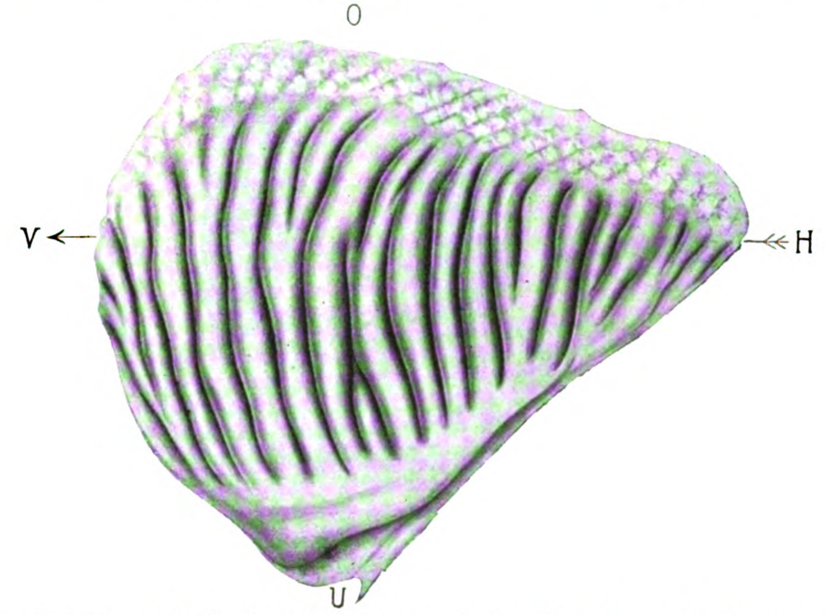


Fig. **351**. Linke Papilla foliata (Randorgan) eines Kaninchens nach HEIDENHAIN. *V* vorn, *H* hinten, *O* oben, *U* unten.

stalt und tragen im Epithel der freien Fläche eine oder mehrere Knospen (**347**). Man kann annehmen, daß die Pilzpapillen der Säuger phylogenetisch aus den Geschmacksknospen der Präsaurier hervorgegangen sind und sich dann selbst zum Teil in Wallpapillen und in Blätter-

papillen weiter differenziert haben, indem sie sich mit Drüsen verbanden und sich einsenkten.

3. Papillae vallatae, Wallpapillen. Eingesenkte und daher von einer Ringfurche umgebene Papillen (**350**) mit Geschmacksknospen an den Seitenflächen der Papille und zuweilen auch des Walls (**348**) und serösen Drüsen (*Dr*) am Grunde der Ringfurche. Ihre freie Fläche ist mehr oder weniger verhornt. Sie sind häufig von unregelmäßiger Gestalt und zerfallen durch tiefe Furchen in zwei oder mehr Papillen. Sie sind hervorgegangen aus Pilzpapillen, denn es kommen zuweilen Wallpapillen vor mit Knospen an der freien Fläche (**349**) und sie liegen häufig in einer Schrägreihe von Pilzpapillen, welche auch, wie **346** in der Mitte zeigt, für sie auftreten können. Bei den zusammen-

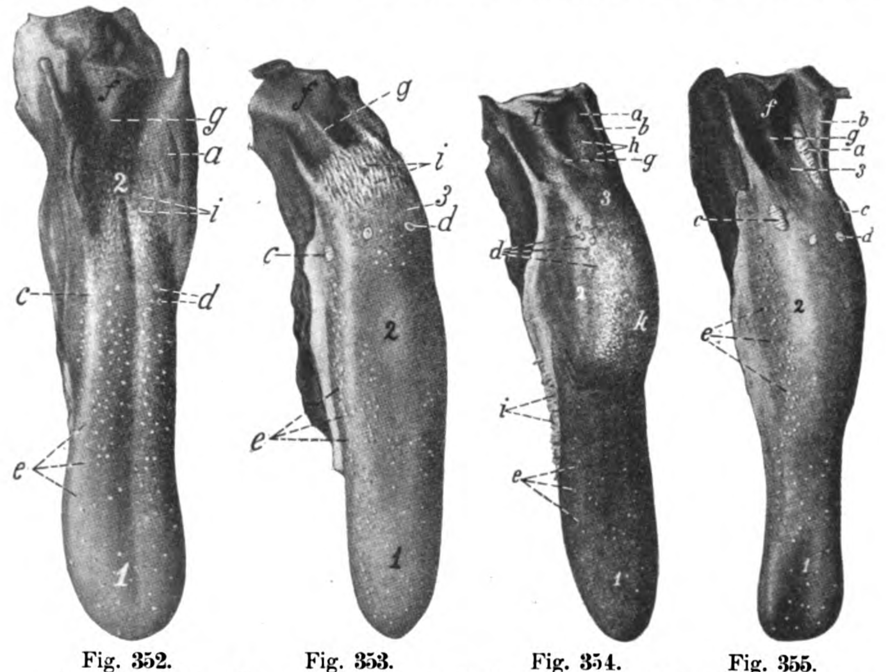


Fig. 352. Fig. 353. Fig. 354. Fig. 355.

Fig. 352—355. Zungen von Pferd, Rind, Schwein und Hund nach Ellenberger-Baum. *a* Tonsille, *b* Uebergang auf das Gaumensegel, *c* Papilla foliata, *d* Papillae vallatae, *e* Papillae fungiformes, *f* Epiglottis, *g* Falte zwischen Zunge und Kehldeckel, *h* Oeffnungen von Zungenbälgen, *i* starke Papillen, *k* Zungenrückenwulst mit starken Papillen, *1* Zungenspitze, *2* Zungenkörper, *3* Zungenwurzel.

gesetzten Wallpapillen liegen mehrere Pilzpapillen oder auch diese und Fadenpapillen in derselben Einsenkung. Oder eine Wallpapille hat durch eine Furche eine Tochterpapille abgeschnürt. Der wichtigste Unterschied gegenüber den Pilzpapillen besteht in den Drüsen, welche die gelösten Schmeckstoffe in der Ringfurche festhalten, daher die Lage der Knospen an den Wänden derselben. Die Wallpapillen fehlen zuweilen beim Hamster und wurden auch bei *Hyrax capensis* und *Hippopotamus amphibius* vermißt, dafür sind bei den beiden letzteren die Papillae foliatae besonders groß. Bei den Monotremen (**358**) sitzen sie in einer tiefen Einstülpungshöhle. Die Wallpapillen liegen an der Zungenwurzel, und zwar sind auf der primitivsten Stufe zwei

in symmetrischer Anordnung vorhanden: Monotremen (**356**, **357**), Maulwurf, Fledermaus, Hase, Kaninchen, Schwein (**354**), Pferd (**352**), Edentaten. Die Beuteltiere, Eichhörnchen, manche Insektenfresser und Affen haben drei, eine zentrale und zwei seitliche (bei manchen Arten von *Macacus* und *Cercopithecus* auch vier durch Spaltung der zentralen); hieraus ist durch Rückbildung der seitlichen Papillen die eine zentrale der Maus und der Ratte hervorgegangen. Wird die Zahl größer, so ordnen sie sich zu einer (Mensch, **345**; Hund, **346**) oder zu mehreren Schrägreihen an, welche gegen die Mitte konvergieren. Hund (**355**) und Katze haben 4—7 Wallpapillen, Gibbons 4—5, der Mensch 7—9, seltener noch mehr (11 in **345**) bis zu 15, Orang 6—12, Schimpanse 3—15, Gorilla 7, *Phoca vitulina* 10—12. Die Anordnung ist bei den Anthropoiden meist Y-förmig, nur beim Orang V-förmig, wie beim Menschen. Besonders zahlreich sind sie bei den Wiederkäuern, nämlich jederseits 12—20

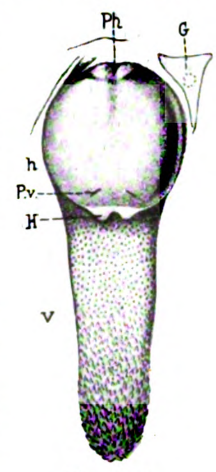


Fig. 356.

Fig. 356, 357. Zunge von *Echidna aculeata* var. *typica* und von *Ornithorhynchus anatinus*, nach OPPEL. *h*, *v* hinterer, vorderer Teil der Zunge, *H* Hornzähne, *Ph* Eingang zum Pharynx und Oesophagus, *G* die zurückgeschlagene Gaumenschleimhaut, unter der die punktiert eingetragene Pap. foliata liegt, *Pv* Papilla vallata, *st* stachelförmige Papillen.

Fig. 357.

oder noch mehr (**353**). Es hängt dies wohl einerseits mit der sehr ausgiebigen Kautätigkeit, andererseits mit dem Fehlen einer Papilla foliata zusammen. Im allgemeinen haben niedrig stehende Säuger

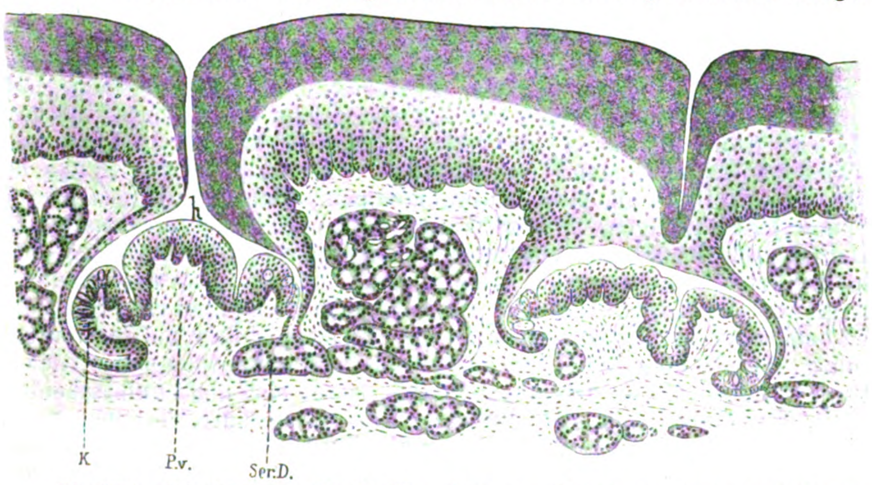


Fig. 358. Schnitt durch die Papilla vallata von *Echidna aculeata* nach OPPEL. *h* Höhle, *K* Knospe, *Ser.D* seröse Drüsen.

(Monotremen, Beuteltiere, Nager) und solche, welche ihre Nahrung nur wenig kauen, eine kleine Zahl von Wallpapillen. In jeder Wallpapille kommt eine sehr große Zahl von Knospen vor. Der Hund soll in den 4—7 Wallpapillen ungefähr 8000 Knospen haben, bei der *Antilocapra americana* werden sie sogar auf 48000, beim Rind auf 35000 geschätzt.

Die Papilla foliata, blättrige Papille oder das „Randorgan" kommt nur jederseits in Einzahl am hinteren Seitenrand der Zunge vor (**345** bei 4, **351**, **352**, **354**, **355** *c*). Nur bei *Echidna* finden wir jederseits 3—5 eingestülpte Papillen (**356** *Pf*), was darauf hinweist, daß das Randorgan der übrigen Säuger durch Aneinanderlagerung mehrerer Papillen entstanden ist. Das Randorgan besteht aus einer Anzahl von Leisten mit dazwischen liegenden tiefen Furchen, an deren Wänden sich die Geschmacksknospen in Reihen ausbreiten, während seröse Drüsen am Grunde der Furchen ausmünden. Das Querschnittsbild durch eine solche Furche erscheint daher ganz ähnlich wie es **348** von einer Wallpapille zeigt. Das Randorgan fehlt bei Wiederkäuern (**353**), wo es durch die große Zahl der Wallpapillen ersetzt wird, bei manchen Halbaffen (*Loris, Galago, Chiromys, Tarsius*) und beim Stinktier; beim Rind kommt an der entsprechenden Stelle mindestens eine rundliche Grube vor, als letzter Rest des Randorgans. Da es auch bei Monotremen und Marsupialen vorkommt, so wird man das Fehlen als einen sekundären Zustand zu deuten haben. Es ist rudimentär bei einigen Raubtieren (*Putorius vison, Lutra canadensis, Otaria californiana, Felis lynx*). Bei der Katze kann es vorhanden sein, zuweilen nur an einer Seite, oder auch ganz fehlen. Beim Hund und Schwein finden sich ca. 6, beim Pferd 3—10 Furchen. Ganz besonders stark ausgebildet ist es bei den Nagern (**351**), bei denen umgekehrt die Wallpapillen in sehr geringer Zahl vorhanden sind.

Physiologische Untersuchungen über das Schmecken sind fast nur an Menschen angestellt worden, wenngleich viele Beobachtungen beweisen, daß die Säuger einige Substanzen gern fressen, andere verschmähen. Die folgenden Angaben beschränken sich auf den Menschen. Die Region der Wallpapillen hat die stärkste Geschmacksempfindlichkeit. Von ihr aus erstreckt sie sich längs der Zungenränder bis zur Spitze. In der Mittes des Rückens liegt ein ovales unempfindliches Feld; nur kleine Kinder haben auch hier ein Schmeckvermögen in Anpassung an die flüssige Nahrung. Später wird diese Schmeckzone nach außen verlagert in die Nähe der Zähne, welche die Kauarbeit leisten. Manche Stoffe erzeugen an verschiedenen Stellen der Zunge verschiedene Empfindungen. So wird Brom-Saccharin an der Spitze als süß, an der Basis als bitter wahrgenommen. Chlorkalium löst an der Spitze einen salzigen, an der Wurzel einen süßlichen Geschmack aus. Der Mensch besitzt nur vier reine Geschmacksqualitäten, welche nicht ineinander übergehen: süß, salzig, sauer, bitter. Die verschiedenen Regionen der Zunge sind für sie verschieden empfindlich. Süß wird besonders an der Spitze, sauer an den Rändern, bitter an der Wurzel, salzig überall, aber besonders an den Rändern wahrgenommen. Gleichstark wirkende Stoffe derselben Qualität lassen sich nicht unterscheiden, z. B. Salzsäure nicht von Salpeter- oder Essigsäure, Traubenzucker nicht von Rohrzucker. Nach der subjektiven Wertschätzung zerfallen die Geschmacksstoffe in angenehme, indifferente, geschmacklose und unangenehme. Sie rufen häufig entsprechende Ausdrucksbewegungen

der Gesichtsmuskeln hervor, welche rein reflektorisch entstehen und schon bei ganz kleinen Kindern beobachtet werden. Die Geschmacksempfindungen treten selten ganz rein auf, sondern verbinden sich mit Geruchs-, Tast- und Temperaturgefühlen. So entstehen die zusammengesetzten Empfindungen des alkalischen, zusammenziehenden, pikanten, aromatischen, schleimigen etc. Geschmacks. Viele Nahrungsstoffe und Genußmittel erhalten dadurch erst ihr charakteristisches Gepräge. Das Bukett des Weins beruht auf der gleichzeitigen Einwirkung auf die Riechschleimhaut. Auch die Temperatur des Weins beeinflußt die Geschmacksempfindung. Wird einer Versuchsperson bei geschlossenen Augen und verstopfter Nase abwechselnd ein Stück Zwiebel und ein Stück roher Kartoffel in den Mund gesteckt, so werden sie nicht voneinander unterschieden. Verschiedene Geschmäcke können sich überdecken (der schlechte Geschmack einer Arzenei wird durch Beigabe eines Süßstoffes aufgehoben), oder sie können sich auch durch Kontrastwirkung verstärken. Nach einer dünnen Salzsäure- oder Salzlösung ruft destilliertes Wasser einen süßen Geschmack hervor; nach Käse wirkt richtig gekühlter Wein besonders angenehm. Verschiedene Stoffe können zusammen auch eine gemischte Geschmacksempfindung erregen, durch Kokain läßt sich die bittere Geschmacksempfindlichkeit, durch die Säure von *Gymnema silvestre* die süße und die bittere aufheben. Untersuchungen haben gezeigt, daß die Pilzpapillen derselben Person sich sehr verschieden verhalten: einige sind unempfindlich, andere reagieren nur auf eine oder auf zwei Empfindungen, während viele andere süß, sauer und bitter wahrnehmen können. Alle diese Beobachtungen weisen daranf hin, daß es zwar wahrscheinlich vier Arten von Geschmackszellen gibt, entsprechend den vier Grundempfindungen, daß sie aber mit denselben Nerven zusammenhängen und sich daher gegenseitig beeinflussen. Damit irgendein fester, flüssiger oder gasförmiger Körper geschmeckt wird, müssen sich Teilchen desselben in dem Mundspeichel gelöst haben. aber nicht jede gelöste Substanz ruft eine Geschmackswirkung hervor. O, H, N, destilliertes Wasser, der Mundspeichel, sogar Sublimat von einer bestimmten Konzentration sind geschmacklos. Ueber den Zusammenhang zwischen chemischer Konstitution und Geschmackswirkung ist wenig bekannt. Obwohl fast alle Säuren einen sauren, viele Salze einen salzigen, viele Alkaloide einen bitteren, und viele Kohlehydrate einen süßen Geschmack haben, gibt es doch manche Ausnahmen. Einen süßen Geschmack besitzen auch Chloroform, Saccharin und Bleiacetat. Sehr nahe verwandte Stoffe können sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten. So schmeckt das rechtsdrehende Asparagin süß, während das linksdrehende geschmacklos ist. Ein durch die Zunge gehender elektrischer Strom erzeugt Geschmacksempfindungen, indem er die im Speichel gelösten Salze elektrolytisch zersetzt. Dabei können die freien Ionen die Geschmackszellen reizen. Der Wein schmeckt z. B. um so saurer, je konzentrierter die H-Ionen sind.

IX. Kapitel.

Wirkungen des Lichts auf Stoffwechsel, Wachstum und Bewegungen (Phototropismen).

A. Allgemeine Vorbemerkungen über Licht und Pigment.

Zum Verständnis der Sehorgane ist eine Bekanntschaft mit den verschiedenen Lichtwirkungen unerläßlich. Das Sonnenlicht übt einen ungeheuren Einfluß auf alle Organismen aus, der sich meist im günstigen, zuweilen auch im schädlichen Sinne äußert. Obwohl es vielfach unbekannt ist, wie diese Wirkungen zustande kommen, können wir drei Hauptgruppen derselben unterscheiden, wenn wir die mit den Lichtstrahlen verbundenen Wärmewirkungen unberücksichtigt lassen: 1. photochemische Beeinflussungen des Stoffwechsels und des Wachstums; 2. Phototropismen, d. h. Bewegungen einzelner Zellen, Organe oder des ganzen Körpers infolge von Lichtreizen; 3. optische Lichtempfindungen durch besondere Sinneszellen (Sehzellen). Diese verschiedenen Beeinflussungen können gleichzeitig durch denselben Lichtreiz hervorgerufen werden, z. B. wenn ein Nachtschmetterling ein Licht sieht und dann auf dasselbe zufliegt; sie können aber auch voneinander unabhängig sein, z. B. wenn eine Pflanze assimiliert oder dem Lichte entgegenwächst, ohne dabei das Licht „gesehen" zu haben, weil die adäquaten Sinneszellen fehlen. Wir sprechen bei Organismen nur dann von „Sehen" bzw. von Sehorganen, wenn solche Sinneszellen vorhanden sind. Sie vermitteln im einfachsten Fall nur eine Unterscheidung von hell und dunkel, und erst auf höherer Organisationsstufe führen sie zum Erkennen von Bewegungen, Bildern oder Farben. Fehlen die Lichtsinneszellen, so ist anzunehmen, daß die Reaktionen ohne optische Eindrücke verlaufen, wie ja auch viele tote Körper durch Licht verändert werden. Dagegen halten wir uns für berechtigt, in solchen Fällen „Lichtempfindungen" anzunehmen auf Grund der Hypothese, daß alles lebende Protoplasma sensibel ist; eine Pflanze empfindet die Unterschiede von hell und dunkel, aber sie sieht sie nicht. Es ist bekannt, daß durch Licht die verschiedensten chemischen Prozesse hervorgerufen werden können, wie Oxydationen (z. B. bei der Bleichung von Farbstoffen), Reduktionen, Chlorierungen, allotrope Umwandlungen von Elementen, Polymerisationen, Synthesen, Spaltungen (Photolysen) und Zersetzungen. Bei jedem solchen Prozeß absorbiert die lichtempfindliche Substanz einen Teil der Strahlen, wobei die Energie der Aetherwellen in chemische Energie verwandelt wird. Diese rührt nach dem GROTTHUSSschen Gesetz nur von den absorbierten, nicht von den reflektierten Strahlen her. Weiter steht fest, daß die ultraroten Strahlen ihre Energie bei der Absorption besonders in Wärme umsetzen, während die ultravioletten und die noch kurzwelligeren Strahlen besonders die Molekularkräfte beeinflussen und daher chemisch wirken. Dies gilt für tote wie für lebende Körper. Es ist bekannt, wie zerstörend ultraviolettes Licht und noch mehr die Röntgenstrahlen auf lebende Gewebe einwirken können. Darauf beruht die Verwendung solcher kurzwelligen Strahlen zur Bekämpfung des Lupus, des Carcinoms und anderer Erkrankungen. Die Lichtstrahlen können entweder den chemischen Energie-



vorrat der betreffenden Substanz vermehren, z. B. bei der Umwandlung von Sauerstoff in Ozon durch ultraviolette Strahlen, oder sie können einer Substanz die Fähigkeit verleihen, eine chemische Umsetzung zu beschleunigen (katalytische Lichtwirkungen, optische Katalysatoren). Gewisse Stoffe werden optische Sensibilisatoren genannt, weil sie die Lichtempfindlichkeit einer anderen Substanz, der sie zugesetzt sind, hervorrufen oder verändern oder einen photochemischen Prozeß irgendwie beeinflussen. Hierher gehören namentlich Farbstoffe, welche einen Teil der Strahlen absorbieren, während der Rest reflektiert wird. Die Energie der absorbierten Strahlen wird auf die andere Substanz übertragen, was als Sensibilisierung bezeichnet wird. Zu den Photokatalysatoren gehören namentlich gewisse Metalle, z. B. Fe, welche durch den O der Luft leicht Oxyde bilden, die durch Licht zu Oxydul reduziert werden. Der frei gewordene O beschleunigt den chemischen Vorgang. Hiermit hängt wohl zusammen, daß Chlorophyll nur bei Gegenwart von Fe ergrünt, obwohl es selbst kein Eisen enthält. Man spricht von Autophotokatalysatoren(-sensibilisatoren), wenn der im Licht entstehende Stoff seine eigene Bildung beschleunigt. Von Farbstoffen wirken namentlich die fluoreszierenden photokatalytisch, weil sie langwellige Strahlen in kurzwellige umwandeln. Daher wird dem Chlorophyll von manchen Forschern eine katalytische Wirkung zugeschrieben (s. Noack, Natwiss. 9, 1921, 286, und Warburg, ibid., S. 354, 397). Für die Photographie sind fluoreszierende Farben von großer Bedeutung. Die gewöhnlichen photographischen Platten sind für rot unempfindlich. Durch Zusatz von blauen Cyaninen werden sie für rot empfindlich gemacht, indem die roten Strahlen absorbiert werden, wodurch Bilder mit den richtigen Helligkeitswerten von gelben und roten Gegenständen ermöglicht werden; ebenso geben sie nach Zusatz von Eosin Bilder von grünen und blauen Objekten (Prinzip der orthochromatischen Platte). Ferner ist die Gelatine der Platte ein Sensibilisator, indem sie das abgespaltene Brom aufnimmt und dadurch das Fortschreiten des photochemischen Prozesses ermöglicht. Nach demselben Prinzip ist es gelungen, Infusorien und Gewebe, welche für Licht unempfindlich waren, durch Aufnahme von Farbstoffen in hohem Maße zu sensibilisieren; die ersteren können durch fluoreszierende Farbstoffe sogar so überempfindlich gemacht werden, daß sie daran zugrunde gehen. Hierhin gehört auch die Buchweizenkrankheit der Schafe, Rinder und Schweine. Wenn diese Tiere die Pflanze oder ihre Körner fressen, so bekommen sie an den hellen pigmentlosen Hautstellen eine erisypelartige Entzündung, die zuweilen zu schweren Störungen, ja selbst zum Tode führen kann. An den dunklen Hautpartien zeigt sich die Erkrankung nicht und tritt auch nicht auf, wenn die Tiere im Dunkeln gehalten oder die hellen Regionen verdeckt werden. Der Buchweizen enthält einen nicht näher bekannten Farbstoff, welcher durch das Blut in die Haut gelangt und sie überempfindlich für Licht macht. Aehnlich verhält sich die Kleekrankheit der Pferde und Rinder. In den Augen kommen fast immer Pigmente vor, sie sind aber, abgesehen vom Sehpurpur und verwandten Stoffen, sehr lichtbeständig, dienen daher nicht zur Sensibilisierung, sondern als Lichtschutz, damit nur Strahlen aus bestimmter Richtung (optische Isolation) zu den Sehzellen gelangen. Die in diesen sich abspielenden Vorgänge müssen natürlich dem photochemischen Grundgesetze von Bunsen und Roscoe (Wirkung gleich Produkt von Lichtintensität und Belichtungsdauer)

folgen. Das Sehen als physiologischer Prozeß ist aber kein einfacher photochemischer Vorgang — bei zu schwachem Lichte erkennen wir einen Gegenstand trotz sehr langer Betrachtung nicht —, weil die Weiterleitung des Reizes und die Erregung der Ganglienzelle das Entscheidende ist. Die S. 7 gegebene Uebersicht zeigt, daß der für uns sichtbare Teil der elektromagnetischen Strahlen ungefähr das Gebiet einer Oktave von 400—800 μμ Wellenlänge umfaßt. Wir verstehen aber unter Licht im folgenden ein etwas größeres Gebiet von etwa 100—1000 μμ, weil die ultravioletten Strahlen besonders chemisch wirksam sind, während die ultraroten als Wärmestrahlen in Betracht kommen, da sie bei Absorption durch einen Körper dessen Molekularbewegung (Wärme) erhöhen. Eine solche erwärmende Wirkung kommt aber, wie allbekannt, auch vielen sichtbaren Strahlen zu, mögen sie von der Sonne oder einer anderen gebräuchlichen Lichtquelle ausgehen. Im Gegensatz zu dieser Temperaturstrahlung leuchtender Körper steht die „Luminiszenzstrahlung" der leuchtenden Organismen und Fluoreszenzerscheinungen mancher chemischer Prozesse, bei denen „kaltes Licht" ohne Wärmestrahlen erzeugt wird. Da alles Protoplasma kolloidaler Natur ist, verdienen neuere Untersuchungen Beachtung, nach denen das Licht den Dispersitätsgrad mancher Kolloide ändert, das ultraviolette Licht sogar Eiweiß zur Gerinnung bringen kann. Es ist daher wohl möglich, daß bei der Entstehung der ersten Organismen aus anorganischen Kolloiden das Licht eine große Rolle gespielt hat (vgl. I, S. 31).

Von der Gesamtenergie des extraterrestrischen Sonnenlichts entfallen etwa 43 Proz. auf das Ultrarot, 52 Proz. auf das sichtbare Spektrum und 5 Proz. auf das Ultraviolett, während bei mittlerer Sonnenhöhe auf der Erde diese Zahlen ungefähr 59, 40 und 1 sind. Manche Besonderheiten der Flora und Fauna des Hochgebirges erklären sich aus der größeren Intensität der ultravioletten Strahlen.

Da im Wasser viele bunt gefärbte Tiere leben, so ist für den Biologen die Tatsache von großer Wichtigkeit, daß zuerst die langwelligen roten Strahlen absorbiert werden, dann die gelben, in noch größerer Tiefe die grünblauen und endlich die ultravioletten. Im rein blauen Wasser des Ozeans und der Alpenseen sollen Rot und Orange schon in 10 m Tiefe aufgezehrt sein. Die orangerote Bauchseite des zur Laichzeit in ca. 50 m Tiefe lebenden *Salmo salvelinus* ♂ würde also nie zur Wirkung kommen, falls die Geschlechter nicht auch höhere Wasserschichten aufsuchen. Nach Hüfner ist nämlich in 10 m noch vorhanden: von Rot 2, Orange 8, Gelb 32, Indigo 75 Proz. Wenn die Absorption gleichmäßig mit der Tiefe fortschreitet, würden in 100 m nur noch Blau und Indigo mit 6 Proz. da sein, alle übrigen Strahlen wären bis auf Spuren verschluckt.

Fällt Licht auf einen Organismus, so sind drei Fälle möglich. Es kann erstens hindurchdringen bei wasserhellen Geschöpfen, wie dies namentlich für viele Planktontiere gilt, die dadurch mehr oder weniger unsichtbar werden. Es kann zweitens eindringen und dabei als Licht verschwinden, absorbiert werden, wobei anzunehmen ist, daß seine Energie zum größten Teil in Wärme umgewandelt wird, und es kann drittens reflektiert werden. Die weniger gebrochenen, langwelligen roten Strahlen dringen tiefer in die Gewebe als die stärker gebrochenen. Ganz besonders schützen sich die Tiere vor dem Eindringen des schädlichen ultravioletten Lichts durch Auflagerung toter Hornmassen (Stratum corneum, Federn, Haare, Cuti-



cularschichten), wenigstens ist vom Menschen bekannt, daß diese Strahlen zum größten Teil von der Hornschicht der Haut absorbiert werden. Bei den Wirbeltieren kommt dazu der Schutz, den das rote Blut in den Kapillaren der Haut gewährt, da dieses nur die chemisch unwirksamen langwelligen Strahlen hindurchläßt. In den Augen geschieht dasselbe durch die Linse und die trüben Augenmedien. Das Absorptionsvermögen ist sehr häufig für die verschiedenen Strahlengattungen verschieden, wodurch die sog. Pigmentfarben entstehen. Wird alles Licht absorbiert, so erscheint der Körper schwarz; werden nur Strahlen einer bestimmten Wellenlänge absorbiert und die übrigen reflektiert, so erscheint uns der Körper in derjenigen Farbe, welche den letzteren entspricht, also in der Komplementärfarbe der absorbierten Strahlen. Die große Bedeutung der Pigmente beruht auf der Absorption der Strahlen der Komplementärfarbe. Solche Ergänzungsfarben sind z. B. Rot und Grünlichblau, Orange und Cyanblau, Gelb und Indigoblau, Grüngelb und Violett. Die Absorption hängt ab von der chemischen Zusammensetzung, und die Pigmentfarben werden daher auch chemische oder objektive Farben genannt. Im Gegensatz zu ihnen stehen die Struktur-, Schein- oder subjektiven Farben, welche darauf beruhen, daß sehr dünne Schichten eine Interferenz der reflektierten Strahlen verursachen, was je nach der Stellung des Beobachters zu verschiedenen Farben führen kann. Hierhin gehören in der Regel die grünen, blauen, violetten und die metallisch glänzenden Farben, während schwarze, braune, rote und gelbe Töne meist durch Pigmente hervorgerufen werden. Wird alles Licht reflektiert, so erscheint der Gegenstand weiß. Die Pigmente können gelöst oder körnig sein; die letzteren entstehen vielfach aus farblosen „Chromogenen“ (z. B. aus Tyrosin, einem Zersetzungsprodukt des Eiweiß, oder aus dem naheverwandten Dopa [Abkürzung von Dioxyphenylalanin]) durch die Tätigkeit oxydierender Fermente (Oxydasen., z. B. Tyrosinase bei Wirbellosen, Dopaoxydase bei Wirbeltieren und Schmetterlingen). Verschiedentlich ist nachgewiesen, daß die Chromogene aus zerbröckelnden Kernen hervorgehen, so für Pigmente im Mantelrand von *Helix*, in Augen und in pathologischen Wucherungen. Die Fähigkeit, solche oxydierende Fermente zu erzeugen, tritt entweder nur zu gewissen Zeiten auf — so in der Augenretina des Kaninchenembryos am 12. Tage und verschwindet nach 8 Tagen, wenn das Pigment gebildet ist — oder sie ist während des ganzen Lebens vorhanden — so in den Chromatophoren der menschlichen Haut, die durch starke Lichtreize jederzeit zur Pigmentbildung gezwungen werden können.

Manche Pigmente sind „farbenempfänglich“ (Wiener, 1895), d. h. sie werden durch das Licht so zersetzt, daß sie die Farbe der Beleuchtung annehmen, oder diejenigen Pigmente werden vermehrt, welche mit der Beleuchtungsfarbe übereinstimmen. Daraus erklären sich zum Teil die Uebereinstimmungen der Farbkleider mit der Umgebung. So nehmen z. B. Schalen von *Ostrea edulis*, welche sich auf Schalen von *Mytilus galloprovincialis* festgesetzt haben, die schwarzblaue Farbe der letzteren an, und manche frei aufgehängte Tagfalterpuppen erhalten ungefähr die Farbe der Unterlage. Solche Fälle sympathischer Färbung sind aber sehr selten, so daß die Erklärung der Mimikry durch „Farbenphotographie“ für das Tierreich kaum in Frage kommt. Das zeigt sich sehr deutlich an der Färbung der Puppen von *Pieris brassicae*, welche trotz der verschiedensten Umgebung immer hellgrünlich mit



vielen kleinen schwarzen Flecken ausfällt. Sie schwankt nur wenig je nach der Unterlage. Auf weißem Untergrund ist sie am hellsten; in vollständiger Finsternis etwas dunkler, auf schwarz noch dunkler, besonders bei intensiver Belichtung und auf gelb tritt ein sattgrüner Ton mit wenigen schwarzen Punkten auf. Von einer „Farbenphotographie" oder Schutzfärbung kann also gar nicht die Rede sein. Daß im Licht auf schwarzer Unterlage die Puppe besonders dunkel wird, beruht auf dem Reiz der reflektierten ultravioletten Strahlen. Auch die Färbung der Puppe von *Vanessa urticae* hängt mehr von der Helligkeit als von der Farbe der Umgebung ab. Auf derselben Unterlage treten ziemlich verschiedene Farben auf. Ohne Augen hört die Einwirkung der Umgebungsfarben auf, sie wird also durch das Nervensystem vermittelt und erfolgt nicht direkt, was ebenfalls gegen eine „Photographie" spricht. Daher fehlen auch die Farben an Puppen, die aus kopflosen Raupen hervorgegangen sind. Aus den Versuchen von Brecher an Vanessen geht weiter hervor, daß die Puppenfärbung nicht auf Instinkten von Raupenrassen beruht, denn wenn verpuppungsreife Raupen, die sich für verschiedenfarbige Plätze entschieden hatten, ins Dunkle gebracht wurden, so waren keine Färbungsunterschiede, je nach dem gewählten Ort, festzustellen. Da bei der Bildung der Pigmente Sauerstoff nötig ist, so ist es begreiflich, daß sie hauptsächlich in der äußeren Haut und in der Umgebung von Kanälen auftreten, welche von Luft oder frischem Wasser durchströmt werden (Mantelhöhle der Pulmonaten, Kiemenhöhle vieler Mollusken, Tracheen der Insekten, Nasenhöhle der Wirbeltiere), bei Vertebraten auch vielfach längs der Blutgefäße, weil die Erythrocyten den Sauerstoff liefern. Wir werden weiter unten (s. 2) an vielen Beispielen zeigen, daß Licht die Entstehung der Pigmente fördert; worauf aber dieser Zusammenhang beruht, ist noch unklar. Ich nehme an, daß ein Teil der absorbierten Lichtenergie in Wärme verwandelt wird, während der Rest als chemische Energie die Abspaltung der Chromogene aus dem Eiweiß begünstigt. Die Tatsache, daß sehr oft dicht nebeneinander weiße und gefärbte Hautstellen der verschiedensten Art vorkommen, beweist, daß die Ursachen der Pigmentbildung sehr kompliziert sein können. Nach Przibram kommen außer Fermenten, Chromogenen und Licht namentlich in Betracht die Acidität und Alkaleszenz der Gewebe, das Vorhandensein bestimmter Neutralsalze, gelöste Farbstoffe und die Wärme. Mir scheint, daß unter Umständen jeder starke Reiz pigmentfördernd wirken kann, indem er die Sauerstoffzufuhr begünstigt. Apicale Körperregionen, welche den äußeren Reizen besonders ausgesetzt sind, zeigen häufig eine intensive Färbung (dorsaler Aalstrich vieler Huftiere, schwarze Spitzen an den Ohren, Füßen, dem Schwanz der Russenkaninchen im Winter, Schwanzspitze des Hermelins u. a.). Nach Schultz wachsen den Himalayakaninchen an weißhaarigen rasierten Stellen schwarze Haare nach, und an den Russenkaninchen lassen sich durch örtliche Anwendung von Kälte auch im Sommer schwarze Haare an den terminalen Regionen erzeugen nach Entfernung der weißen, und umgekehrt weiße Haare durch Wärme im Winter nach Entfernung der schwarzen.

Die biologische Bedeutung der Pigmente kann sehr verschieden sein und ist auch bei Pflanzen und Tieren fast immer von entgegengesetzter Art, wenngleich sie in beiden Reichen in irgendeiner Beziehung zum Licht steht. Pigmente sind, kurz gesagt, Lichtfänger und Lichtverarbeiter. Bei den Pflanzen haben die verbreitetsten Pigmente,

das Chlorophyll und seine Verwandte, ganz überwiegend eine assimilatorische Bedeutung, während bei den Tieren diese fehlt und dafür folgende Funktionen verzeichnet werden können:

1. Färbung: die Pigmente dienen dazu, um als Farben gesehen zu werden (defensive oder aggressive Verkleidungsfarben, sexuelle Farben, Herden-, Warnfarben). Die Blütenfarben dienen zur Anlockung der Insekten.

2. Lichtschutz, um das Eindringen von Licht zu verhindern: so in der Chorioidea und im Tapetum nigrum der Wirbeltieraugen und häufig in ähnlicher Weise bei den Sehorganen der Wirbellosen; in der Haut, um das ultraviolette Licht fernzuhalten, in vielen Eiern ohne lichtdichte Schale (Ganoiden, Anuren).

3. Wärmeproduktion durch Umwandlung der Energie der absorbierten Strahlen in Wärme. Manche Bewohner feuchter oder kalter Gebiete sind auffallend dunkel gefärbt: der schwarze Zaunkönig, *Troglodytes platensis,* von Chile und dem Feuerland; der dunkle Albatroß, *Diomedea fuliginosa,* der Magellanstraße; viele melanistische Varietäten von Eidechsen auf ozeanischen Inseln, der schwarze Panther (*Felis pardus*) von Java und Sumatra, melanistische Füchse der skandinavischen Küsten, schwarze Eichhörnchen in den höheren Alpenregionen; ebenso neigen manche Schmetterlinge im hohen Norden zur Schwärzung.

4. Lichtisolation in den Augen: das Pigment ist so angeordnet, daß nur Strahlen bestimmter Richtung die Stäbchen treffen, wodurch ein Richtungssehen ermöglicht wird.

5. Sensibilisierung in der Retina (Sehpurpur), in der Haut oder andern Organen (s. S. 385).

Bei den drei ersten Funktionen treffen wir das Pigment häufig in toten Körperteilen (Chitin, Federn, Haare). Es wäre aber sehr verkehrt, jeder starken Pigmentierung eine biologische Bedeutung zuzuschreiben, denn sie kommt oft vor an inneren Organen. Das leuchtende Rot und Gelb der Blätter im Herbst beweist, daß Pigmente sehr oft durch Zerfall von Eiweiß entstehen und dann als funktionslos gelten können.

Degenerative Pigmentierung. Ist demnach das Pigment sehr häufig von großem Nutzen, so beweisen auf der andern Seite viele Tatsachen, daß Farbstoffe in großer Menge bei degenerativen und pathologischen Prozessen auftreten und dann als biologisch bedeutungslos gelten können. Sobald Eiweiß sich zersetzt und reichlicher Sauerstoff zugeführt wird, ist die Möglichkeit ihrer Bildung vorhanden. Entzündete Gewebe werden meist sehr reichlich von Blutkapillaren durchzogen, und der Zerfall der Zellen führt dann häufig zur Pigmentbildung; so in den Melanosarkomen und vielen anderen Geschwülsten, wobei die Melaninkörner zuerst in den Zellen, nach Zerfall derselben intercellulär liegen. Läßt man *Actinosphaerium Eichhorni* hungern, so zerfallen die zahlreichen Kerne zuweilen in Chromidien und verwandeln sich später in Pigment, welches ausgestoßen wird. Bei der Vielteilung der Malariaplasmodien und andrer Protozoen enthält der „Restkörper“ Pigment als Zeichen des Eiweißzerfalls. Aus demselben Grunde sind rudimentäre Organe, namentlich Augen, oft sehr pigmentreich. Sogar in der Linse des Petromyzonten *Geotria chilensis* habe ich bei der *Macrophthalmia*-Larve schwarze Farbstoffballen gefunden, und dasselbe wird von der Vorderwand des Parietalauges der Blindschleiche und von *Varanus* und vom Glaskörper der Seitenaugen der Solifugen



berichtet. Man darf daher nicht jede Pigmentierung als eine Anpassung ansehen, sondern muß sie von Fall zu Fall kritisch prüfen.

B. Photochemische Stoffwechsel- und Wachstumsprozesse.

1. Photosynthese der Pflanzen. Der wichtigste Vorgang dieser Art bei Organismen ist die Assimilation der CO_2 in den grünen oder sonstwie gefärbten Pflanzenteilen zu einem Kohlehydrat (Zucker, Stärke) unter Bildung von O. Da aus dem Kohlehydrat im weiteren Verlauf durch Hinzufügen von N das Eiweiß, der Träger aller Lebenserscheinungen, aufgebaut wird, ist dieser Prozeß von so fundamentaler Bedeutung, daß er hier kurz erwähnt sein mag, zumal ihm im Tierreich nichts Aehnliches an die Seite gestellt werden kann. Er ist gebunden an gewisse Farbstoffträger, Chloroplasten, welche in den meisten Pflanzen als grüne Chlorophyllkörner vorhanden sind, in den Blau-, Rot- und Braunalgen aber auch durch anders gefärbte Pigmente verdeckt sein können. Diese Gebilde sind die Transformatoren der Sonnenenergie in chemische Energie. Indem die Pflanze die CO_2 der Luft durch die Spaltöffnungen und das Wasser aus dem Boden durch die Wurzeln aufnimmt, erfolgt der Aufbau des Eiweiß über eine Kette noch nicht genauer bekannter Umsetzungen, bei denen nach Baeyer CH_2O, Formaldehyd, auftreten soll: $H_2O + CO_2 = CH_2O + 2O$. Durch 6fache Polymerisation wird aus dem Formaldehyd der Traubenzucker, so daß der ganze Prozeß sich durch die Gleichung wiedergeben läßt: $6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6$ (Traubenzucker) $+ 6\,O_2$. Künstlich ist diese Umsetzung noch nicht ausgeführt worden. Sie ist jedoch sehr wahrscheinlich, da es Emil Fischer gelungen ist, aus Formaldehyd eine Hexose aufzubauen. Sie findet in den Chloroplasten selbst statt, aber nur wenn diese Chlorophyll führen und wenn das umgebende Zellplasma lebend ist. Dieses wirkt daher mit beim Aufbau des Kohlehydrats und vermittelt allein die Umwandlung des Kohlehydrats in Eiweiß. Unbekannt ist zurzeit noch, ob das Chlorophyll als Sensibilisator wirkt oder ob es direkt an der chemischen Umsetzung beteiligt ist, oder ob beide Möglichkeiten zutreffen. CO_2 wird nicht als freies Gas zersetzt, sondern es verbindet sich vorher mit Wasser zu CO_3H_2. In den meisten Blättern verwandelt sich der Zucker sofort in Stärke ($C_6H_{10}O_5$) durch Abspaltung von Wasser, so daß die ganze Reihe von Umsetzungen sich in die Formel zusammenfassen läßt: $6\,CO_3H_2 = C_6H_{10}O_5 + 6\,O_2 + H_2O$. Nach Willstätter soll zuerst eine Chlorophyll-CO_2-Verbindung auftreten, die sich in Chlorophyll-Formaldehydperoxyd verwandelt. Aus diesem wird Formaldehyd frei und polymerisiert sich zu Zucker. Da Formaldehyd ein Protoplasmagift ist, muß dieser Vorgang sich sehr rasch abspielen. Das Chlorophyll hat die Formel $C_{55}H_{72}O_6N_4Mg$. Es enthält also kein Eisen, obwohl bekannt ist, daß zu seiner Bildung Fe nötig ist. Das Chlorophyll wirkt als Lichtfilter, indem es besonders die violetten, dunkelblauen und roten Strahlen absorbiert und die so gewonnene chemische Energie zur Reduktion von CO_3H_2 verwendet. Das Chlorophyll tritt fast überall in zwei verschiedenen Formen zusammen auf, als das blaugrüne Chlorophyll a, dessen Zusammensetzung eben angegeben wurde, und als das gelbgrüne Chlorophyll b ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$), und zwar im Verhältnis von 3 a : 1 b. Außerdem enthalten die Chlorophyllkörner noch zwei gelbe Farbstoffe, *Karotin* und *Xanthophyll*, die aber nicht an der Assimilation beteiligt sind. Die beiden Chlorophyllsorten ergänzen sich in ihrer Assimilation. Im direkten Sonnen-



licht dominieren die Strahlen von Rot bis Gelb infolge der stärkeren Zerstreuung der stärker brechbaren Strahlen. Jene weniger brechbaren Strahlen werden ausgenutzt vom Blauchlorophyll, welches sein Absorptionsmaximum bei λ 680 (rot) hat. Im zerstreuten Tageslicht überwiegen die stärker brechbaren Strahlen blau bis violett, die von dem komplementären Gelbchlorophyll verschluckt werden, und zwar im Maximum bei λ 486 (blau). So sind nach STAHL die Landpflanzen in äußerst zweckmäßiger Weise für die im Sonnenschein wie im diffusen Himmelslicht vorherrschenden Strahlen eingerichtet. Ihre Färbung steht im Dienst des Stoffwechsels. Die Blau-, Rot- und Braunalgen können ebenfalls assimilieren, da sie jene vier Farbstoffe in ihren Chromatophoren enthalten; daneben aber führen sie noch einen andern, in seiner Bedeutung etwas unklaren, welcher jene verdeckt und die äußere Erscheinung bestimmt, nämlich die Blaualgen das blaue Phycocyan, die Rotalgen das rote Phycoerythrin und die Braunalgen das braune Phycoxanthin (Fucoxanthin). Es sind eiweißartige, in Wasser lösliche sog. Phycochromoproteide (KYLIN). Vermutlich verstärken sie die Tätigkeit des Chlorophylls, sind also Sensibilisatoren. Die Grünalgen leben im Flachwasser bis ca. 6 m und absorbieren aus dem weißen Licht hauptsächlich die roten Strahlen, weil diese für die Zersetzung der CO_3H_2 am stärksten wirksam sind. Dann folgen die Blaualgen bis etwa 10 m. Die Braunalgen und noch mehr die Rotalgen leben mehr in der Tiefe und sind für die Absorption der grünblauen Strahlen eingerichtet, weil die roten und gelben beim Eindringen in das Wasser von diesem zuerst verschluckt werden (vgl. S. 374). Chlorophyll hat, wie wir sahen, ein Absorptionsmaximum bei λ 680 (rot) und λ 486 (blau), während dasjenige von Phycocyan bei λ 620 (rot) und das von Phycoerythrin bei λ 567 (grün) liegt. Da die Intensität der Assimilation parallel verläuft mit derjenigen der Absorption, so füllen diese Begleitpigmente die Lücke im Chlorophyll aus, und die Pflanze wird durch sie befähigt, die verschiedensten Strahlen auszunutzen. Für die Rotalgen dürfte dieser Umstand besonders wichtig sein, weil sie vielfach im Schatten leben. Nun ist es freilich sicher, daß die Verteilung jener vier Algengruppen nicht so schematisch verläuft, wie eben angedeutet wurde; manche Blau-, Rot- und Braunalgen kommen auch an der Oberfläche vor, aber man kann hierin eine sekundäre Ausbreitung und Anpassung sehen. In dieser Hinsicht sind die berühmten Versuche von GAIDUKOV bezüglich der chromatischen Adaptation bedeutungsvoll, welche von BORESCH und HARDER bestätigt worden sind. Darnach haben einige wenige Cyanophyceen (*Oscillaria sancta*, *Phormidium*- und *Microchaete*-Arten), die Fähigkeit in monochromatischem Licht die Komplementärfarbe zu bilden. Sie werden im roten Licht blaugrün durch Bildung von Phycocyan und im grünen Licht rot durch Bildung von Phycoerythrin. Sie enthalten nämlich beide Farbstoffe, und in jeder Lichtsorte entwickelt sich die komplementäre besonders stark. GAIDUKOV hielt diese Umfärbungen für erblich, da sie bei Fortsetzung der Kultur in reinem Licht sich auf neue Fäden ausbreiteten, aber eine solche Vererbung einer erworbenen Eigenschaft konnte von BORESCH nicht bestätigt werden. Dazu gehören vermutlich längere Zeiträume. Eine solche Anpassungsfähigkeit scheint weit verbreitet zu sein, denn in den Seen der Voralpen nehmen manche Peridineen, Chrysomonaden und andere Flagellaten in ca. 10 m Tiefe eine rötliche Färbung an, die weiter oben braun oder blau aussehen.



2. Licht- und Hautpigmente. Die meisten Tiere sind auf der belichteten Körperseite, welche meist die dorsale ist, stärker gefärbt als auf der unbelichteten. Ebenso sind bei Schnecken und Muscheln die von der Schale bedeckten Körperregionen fast immer ungefärbt, während die freiliegenden oft prächtige Farben aufweisen. Die in den heißen Ländern lebenden Menschenrassen sind im allgemeinen dunkler pigmentiert als diejenigen der kälteren Klimate. Die Farbenpracht der in den Tropen lebenden Vögel, Fische, Schmetterlinge und anderer Insekten ist häufig sehr auffallend, während ihre nördlichen Verwandten viel unscheinbarer aussehen. Die Chitonen des Flachwassers bis zu etwa 150 m haben alle möglichen Farben auf den Schalen und dem Mantel, während die ganze Unterseite ungefärbt ist. Die aus größerer Meerestiefe stammenden sind oben und unten gleichmäßig weiß. Ebenso sind die in der Tiefsee, in unterirdischen Höhlen (Olm, *Asellus cavaticus, Niphargus*-Arten und andere Krebse, *Campodea staphylinus* und andere unterirdische Thysanuren), in der Erde (Regenwürmer. Engerlinge), im Innern von Holz (viele Insektenlarven), von Tieren (Parasiten) lebenden Geschöpfe fast gar nicht oder nur schwach pigmentiert. Man wird aus diesen äußerst zahlreichen Tatsachen schließen dürfen, daß das Licht das Auftreten von Pigment begünstigt und schließlich zu erblich fixierten Farben führt, denn sie legen sich vielfach schon an dem dem Licht noch nicht ausgesetzten Embryo an. Die Tatsache, daß die warmblütigen Vögel und Säuger sich in dieser Hinsicht ebenso verhalten wie die kaltblütigen Fische und Insekten, beweist, daß die Körpertemperatur hierbei keine wesentliche Rolle spielt, sondern daß die Zunahme der Hautpigmente eine Folge intensiverer Belichtung ist. Daher ist auch bei Tieren mit a b n o r m e r K ö r p e r h a l t u n g die dem Lichte zugekehrte Seite die pigmentreichere. Beim Schiffshalter (*Echeneis*), welcher sich mit der ersten Rückenflosse ansaugt und daher die Bauchseite dem Lichte zuwendet, ist diese dunkler als der Rücken. Dasselbe gilt für den im Nil lebenden Wels *Synodontis membranaceus* Geoffr., welcher gewöhnlich auf dem silbergrau gefärbten Rücken schwimmt und den schwarzen Bauch nach oben kehrt. Schon die alten Aegypter haben ihn in dieser ungewöhnlichen Stellung in den Gräbern von Theben dargestellt. Wenn er bei Gefahr flüchtet, so kehrt er hingegen den Rücken nach oben. Dieselbe Erscheinung läßt sich an den zu den Wanzen gehörigen, in unseren Teichen sehr häufigen Rückenschwimmern, *Notonecta glauca,* feststellen, welche am Bauch schwärzlich, am Rücken weißlich und hellbraun gefärbt sind. Wird das Aquarium so eingerichtet, daß nur Licht von unten mit Hilfe eines Spiegels einfallen kann, so werden die Flügeldecken nach 2 Monaten marmoriert, und die Tiere ähneln dann in hohem Maße einer anderen bei uns heimischen Art, der *Not. marmorea.* Endlich sei an die Plattfische, Pleuronectiden, erinnert, welche auf einer Seite liegen und auf dieser des Pigments entbehren und auch des Auges, welches auf die gefärbte Seite gewandert ist. Bei *Rhombus* ist die dem Lichte zugekehrte Seite die linke, bei *Hippoglossus, Pleuronectes* und *Solea* die rechte. Vereinzelt werden Individuen mit umgekehrter Orientierung angetroffen.

Der pigmentfördernde Einfluß des Lichtes kommt darin deutlich zum Ausdruck, daß in manchen Fällen ungefärbte Hautteile Pigmente bilden, wenn sie künstlich dem Lichte ausgesetzt werden. Der in den unterirdischen Gewässern des Karstgebietes lebende Olm (*Proteus anguineus*) sieht fleischfarbig aus, nimmt aber im Lichte eine braun- und blauschwarze Farbe an, und zwar um so mehr, je länger er dem



Lichte ausgesetzt war. Setzt man das Tier darauf ins Dunkle, so kann es wieder entfärbt und durch abermalige Belichtung wieder gefärbt werden. Rotes Licht wirkt wie Dunkelheit und läßt kein Pigment aufkommen. Die in den Jurahöhlen lebende Gammaride *Niphargus virei* ist rötlich gefärbt, bedeckt sich aber innerhalb zweier Monate mit braunen Flecken, wenn sie am Licht gehalten wird. Umgekehrt verliert der in tiefen Brunnen lebende *Gammarus puteanus* seine grünlich-graue Pigmentierung, wenn er in vollständiger Dunkelheit gehalten wird. Es treten unter Rückbildung des Pigments unregelmäßige weiße Flecke in der Haut auf, welche sich immer mehr ausbreiten, so daß nach 20 Monaten die meisten Individuen farblos sind. Nur das Augenpigment bleibt unverändert. Ist auch dieses im Laufe der Zeit verschwunden, so ist aus der Gattung *Gammarus* ein Vertreter der Gattung *Niphargus* geworden. Ebenso verlieren Daphniden im Dunkeln das Augenpigment, wobei die Phagocyten es über den ganzen Körper verteilen. Die Depigmentierung in der Dunkelheit erfolgt bei den verschiedenen Familien und Gattungen verschieden schnell. Die in den Jurahöhlen lebenden Käfer haben zwar ihre Augen verloren, sind aber sonst noch gut gefärbt. List brach aus einer Miesmuschel (*Mytilus*)-Schale ein Stück von 1—2 cm Länge, ohne dabei den Mantel zu verletzen, und setzte das Tier dem Lichte aus, worauf sich nach 3 Wochen jene Stelle des Mantels gefärbt hatte. *Mytilus galloprovincialis* sitzt zuweilen im Hintergrunde dunkler Höhlen und ist dann am Mantelrande gar nicht oder sehr wenig pigmentiert, während die weiter außen sitzenden Individuen gefärbt sind. Bei der Bohrmuschel *Lithodomus dactylus* werden der Sipho und die Spitze des Rumpfes dem Lichte ausgesetzt. Daher findet sich hier Pigment. Individuen, welche tief im Innern des Gesteins bohren, sind ganz farblos. Am Lichte bildet sich an jenen Stellen im Laufe von 4 Wochen Pigment, und nach einem Jahre sind sie hier stark gefärbt. Cunningham beleuchtete kleine Flundern von 12 mm Länge, welche eben zu Boden gesunken waren, mittels eines Spiegels von unten und fand, daß während der folgenden 6 Wochen sich das Pigment der Bodenseite vollständig rückbildete, was offenbar eine Folge des Vererbungsmechanismus ist. In den nächsten 2 Monaten aber stellte sich bei den meisten Exemplaren das Pigment durch den Lichtreiz wieder ein. Ferner ist bekannt, daß die Haut des Menschen nach starker Besonnung sich erst entzündet und dann sich pigmentiert. In meiner Vererbungslehre, 1914, S. 207 habe ich einen Fidschi-Albino abgebildet, dessen weiße Haut sich durch Sonnenwirkung über und über mit dunklen Pigmentflecken bedeckt hatte. Bei den Embryonen eines Knochenfisches (*Fundulus*) treten im Lichte sehr viele Pigmentzellen der Dotterhaut auf, im Dunkeln sehr wenige. Beim Embryo selbst zeigt sich kein Unterschied in der Pigmentierung, die Retina entwickelt z. B. in beiden Fällen gleich viel Pigment.

Gegen die pigmentfördernde Wirkung des Lichtes werden zuweilen einige Tatsachen ins Feld geführt, welche nur beweisen, daß es auch noch andere Faktoren gibt, welche die Bildung von Farbstoffen begünstigen, und ferner daß in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse die Pigmentierung trotz intensiver Lichtfülle unterbleiben kann. Ist die Bildung von Farbstoffen einmal erblich fixiert, so kann sie auch im Dunkeln erfolgen, wie die in den Schmetterlingspuppen oder in der Eischale der Vögel oder im Uterus der Säuger auftretenden Hautfarben beweisen. Chromatophoren finden sich aus unbekannten Gründen auch häufig im Peritoneum oder anderen inneren Organen. Die Durch-

sichtigkeit vieler Planktontiere ist ebenso wie die gelbe Pigmentierung der Wüstentiere eine Schutzfarbe, und auch die schwarze oder rote Färbung vieler Tiefseetiere wird hierher zu rechnen sein, denn für ein im Wasser befindliches Tier erscheinen sie schwarz, weil die von ihnen reflektierten roten Strahlen vom Wasser absorbiert werden. Wenn Salamanderlarven und manche andere Geschöpfe im Dunkeln dunkel, am Lichte hell werden, so spricht sich hierin eine fakultative Farbenanpassung aus, die aber über die Zahl der Pigmentzellen und die Menge des vorhandenen Pigments nichts aussagt. Dabei ist das Auge von Einfluß, denn die blindgemachten Larven von *Amblystoma punctatum* verhalten sich gerade umgekehrt wie die normalen: sie werden am Lichte dunkel und in der Dunkelheit hell, zeigen also das Verhalten, welches man vornherein erwarten sollte. Es folgt hieraus, daß das Auge einen hemmenden Einfluß auf die Pigmententwicklung in diesem Falle ausübt. Bei den Negern ist die Fußkante, obwohl sie dem Licht ausgesetzt ist, hell, vielleicht weil hier nur wenige Blutgefäße in der dicken Haut verlaufen. Bei der erwachsenen Blindschleiche ist die blauschwarze Bauchseite viel dunkler als der Rücken, dessen braune Erdfarbe Schutz gewährt; von der häufig silberweißen Rückenfläche der jungen Tiere aber wird man dies nicht behaupten können. Die Färbung der Tiere ist eine so komplizierte, vielfach auch von phyletischen Faktoren abhängige Erscheinung, daß man sie in sehr vielen Fällen nicht durch eine einfache Formel erklären kann. Trotzdem kann an der allgemeinen Regel, daß das Licht die Bildung von Farbstoffen begünstigt, kein Zweifel sein. Sind die Farbstoffe einmal da, so können sie durch andauernde Belichtung gebleicht werden. Daher das Abblassen der Farben vieler Tagfalter während des Lebens und das bleiche Aussehen vieler Pulmonatenschalen, welche in der Wüste oder anderen stark besonnten Gegenden leben.

3. Einwirkung des Lichts auf den Stoffwechsel, das Blut, die CO^2- und Fettproduktion, besonders der Säuger. Die bekannte Tatsache der Polaranämie (blasse Hautfarbe) scheint dafür zu sprechen, daß durch andauernde Dunkelheit die Zahl der roten Blutkörper abnimmt. Blessing aber fand bei den 13 Teilnehmern der Nansenschen Framexpedition trotz der 3 Polarnächte von je 140—150 Tagen kein Nachlassen des Hämoglobingehalts und glaubt daher, daß jener Zustand vielleicht auf eine Kontraktion der Blutgefäße infolge der Kälte zurückzuführen ist. Bei Zechenpferden, die 5—10 Jahre unter Tag bei kräftiger Ernährung gearbeitet hatten, fanden Grober und Sempell eine leichte Zunahme der Zahl der Erythrocyten bei geringer Abnahme des Hämoglobingehalts. Lange währende Dunkelheit erzeugt also bei Säugern entgegen der landläufigen Ansicht keine Anämie. Durch eine Anzahl Untersuchungen ist festgestellt worden, daß im Höhenklima nach kurzer Zeit die Zahl der roten Blutkörperchen und proportional damit der Gehalt an Hämoglobin zunimmt, und zwar wächst der Zuwachs mit der Höhe des Berges. Die Veränderungen zeigen sich in den Arterien, Venen und Kapillaren. Es galt nun, festzustellen, ob nicht hierbei der verminderte Luftdruck und der abnehmende Sauerstoffgehalt der Luft eine größere Rolle spielt als die stärkere Belichtung. Der folgende Versuch klärt hierüber auf. Wenn Meerschweinchen unter einem verminderten Luftdruck von 520 mm Hg gehalten werden, so zeigt ihr Blut nach einem Monat eine größere Absorptionsfähigkeit für Sauerstoff als vorher. Die Vermehrung der roten Blutkörper tritt aber nur ein bei verminderter Sauerstoffspannung, während verdünnte Luft

mit normalem Sauerstoffgehalt wirkungslos ist. Die Zunahme des Hämoglobins erscheint danach als eine Schutzeinrichtung, um den nötigen Sauerstoff zu binden, obwohl er in geringerer Menge zur Verfügung steht. Den Einfluß des Lichts auf das Blut hat OERUM sehr genau untersucht, indem er Kaninchen in einem stark verdunkelten Raum hielt oder sie umgekehrt 40 Tage lang einer elektrischen Bogenlampe in ca. 50 Zoll Abstand täglich 2 Stunden lang aussetzte. In völliger Dunkelheit darf man die Tiere nicht halten, weil sie sonst stark abmagern und sterben. Die normale Blutmenge des Kaninchens ist 7,3 – 6,4 % des Körpergewichts. Durch Dunkelheit wird die Blutmenge im Laufe von 1—2 Monaten auf 3,9 – 3,3 % des Körpergewichts herabgesetzt, wodurch auch die Menge des Hämoglobins zurückgeht. Diese Verminderung der Blutmenge kommt zustande durch Austritt von Blutplasma und kann in 3 Monaten bis auf die Hälfte der normalen Menge zurückgehen, besonders bei Albinos. Sie hat zur weiteren Folge, daß vorübergehend im Blut die Zahl der roten Blutkörperchen und der Hämoglobingehalt infolge der Eindickung zunimmt. Durch die Wirkung der Bogenlampe tritt nach 4 Stunden eine starke Verdünnung des Blutes wohl unter dem Einfluß der Haut durch Zunahme der Blutflüssigkeit ein. Nach 80 Lichtstunden zeigt sich eine Vermehrung des Hämoglobins. Rotes Licht übt ungefähr dieselbe Wirkung aus wie Dunkelheit, blaues Licht aber vermehrt die Blutmenge, die Zahl der roten Blutkörper und das Hämoglobin. Es sind also die kurzwelligen Strahlen, welche das Blut günstig beeinflussen. Im Höhenklima wird sich der Einfluß dieser Strahlen und der verdünnten Luft summieren, um eine Zunahme der Erythrocyten und des Hämoglobins zu bewirken. Bei vorübergehendem Aufenthalt in Oberägypten ist an 4 deutschen Aerzten eine leichte Vermehrung der Erythrocyten und des Hb-Gehalts festgestellt worden; ebenso waren diese Werte bei den Bewohnern am N-Rande der Sahara vermehrt. Ich sehe auch hierin eine Folge der stärkeren Einwirkung der kurzwelligen Strahlen.

MOLESCHOTT und seine Schüler glaubten nachweisen zu können, daß unter dem Einfluß des Lichtes die Oxydationen in den Geweben energischer verlaufen als im Dunkeln und daher zu vermehrter CO^2-Ausscheidung führen. Diese Auffassung hat sich als irrtümlich erwiesen. Die Muskeln sind die Hauptstätten der CO^2-Produktion, und jede Arbeitsleistung derselben steigert die Kohlensäureausscheidung erheblich. Da das Licht sehr viele Tiere zur Bewegung anregt, so muß es indirekt zu vermehrter Kohlensäure führen.

v. PLATEN fesselte tracheotomierte Kaninchen vollständig und fand trotzdem, daß bei offenen Augen mehr Sauerstoff aufgenommen und mehr Kohlensäure abgegeben wurde als im Dunklen, und zwar war bei beiden Gasen das Verhältnis von Hell zu Dunkel ungefähr wie 115 : 100. Die Verdunkelung wurde durch Verdecken der Augen bewirkt, woraus folgt, daß das Licht bei den Tieren mit offenen Augen sehr kleine Bewegungen auslöste oder den Muskeltonus verstärkte und dadurch die CO^2 vermehrte. In Uebereinstimmung hiermit fand LOEB, daß ruhende Schmetterlingspuppen sich im Lichte ebenso verhalten wie im Dunkeln. Das Licht an sich veranlaßt also keine Vermehrung der Sauerstoffaufnahme und der CO^2-Abgabe in den Geweben, sondern diese erfolgt nur, wenn das Licht Bewegungen auslöst. Eine gesteigerte Beweglichkeit kann die verschiedensten Folgen haben. Wenn es sich bewahrheiten sollte, daß kalifornische Hühnerzüchter die Eierproduktion durch künstliche Beleuchtung vergrößern, so dürfte das Licht hierbei



nur indirekt mitwirken, indem die längere Lichtdauer die Nahrungsaufnahme und dadurch die Zahl der Eier erhöht.

GRAFFENBERGER verglich Kaninchen, die bei gleicher Ernährung teils im Dunkeln, teils im Hellen gehalten wurden. Er fand, daß Dunkelheit die Ausbildung des Knochengerüstes verlangsamt; die Leber bleibt etwas kleiner, wogegen Fell, Fleisch und Herz etwas größere Gewichtszahlen aufweisen. Es wird nämlich in der Dunkelheit bedeutend mehr Fett abgelagert, unter Umständen im Verhältnis von 100 : 216. Ich möchte annehmen, daß hier nur eine indirekte Wirkung vorliegt, indem die Dunkeltiere sich weniger bewegen. Haustiere, welche schnell gemästet werden sollen, werden daher in dunklen Ställen gehalten, und hungernde Tiere gehen wegen ihrer Bewegungen am Licht schneller zugrunde als im Dunkeln.

Ueber die Art der Einwirkung des Lichts auf den Stoffwechsel innerhalb der Zelle gehen die Meinungen noch weit auseinander, doch sprechen viele Beobachtungen dafür, daß die Lichtstrahlen stark Sauerstoff abspalten, wenn sie auf leicht reduzierbare Stoffe stoßen. Der frei gewordene O kann dann wieder andere Körper oxydieren. HERTEL zeigte, daß die unsichtbaren Strahlen von 280 μμ Wellenlänge O aus Bismuthum subnitricum, aus dem Blute und aus leicht lösbaren Verbindungen des sauerstoffreichen Zellplasmas frei machen. Manche andere Beobachtungen beweisen, daß alle Lichtstrahlen in ähnlicher Weise wirken, vorausgesetzt, daß sie absorbiert werden, und daß der Grad der Wirkung von der Wellenlänge abhängt; je kurzwelliger die Strahlen sind, um so intensiver wirken sie. Aber auch die Strahlen des gewöhnlichen weißen Lichtes vermögen zu reduzieren, wie die Bildung von O aus der CO^2 bei der Assimilation der Pflanzen beweist, bei der, wie oben betont wurde, nicht nur das Chlorophyll, sondern auch das lebende Cytoplasma mitwirkt. Einige ältere Angaben unterstützen diese Auffassung. SCHLÄPFER untersuchte die Flimmerzellen aus dem Plexus chorioideus des Frosches, welcher lebend in Methylenblau und Neutralrot gelegt wurde. Diese Farbstoffe geben leicht O ab und entfärben sich dabei. Die eine Hälfte des Präparats blieb im Lichte lange farblos, weil die lebhaft schlagenden Zellen ein großes O-Bedürfnis haben. Die andere im Dunklen gehaltene Hälfte zeigte bald keine Cilienbewegung mehr, die Zellgranula färbten sich rot und die Erythrocyten blau, weil ohne Licht die Zellen rascher abstarben und damit ihr O-Bedürfnis nachließ. QUINKE fand, daß Eiterzellen, die mit sauerstoffreichem Blut gemischt werden, diesem den O am Lichte stärker entziehen als im Dunkeln.

Zusammenfassend können wir sagen, daß eine Beeinflussung des Stoffwechsels durch das Licht bis jetzt nur für das Blut der Säuger sicher nachgewiesen ist; dieses nimmt durch Belichtung der Haut an Menge des Plasmas, Zahl der Erythrocyten und Hämoglobingehalt zu. Sehr groß ist der indirekte Einfluß des Lichts, indem es die Tiere im wachen Zustand erhält, sie zu den verschiedensten Willensäußerungen und Bewegungen reizt und dadurch den Stoffwechsel, die Stimmung und das Allgemeinbefinden erhöht. Auf das Cytoplasma wirkt das Licht wahrscheinlich katalytisch ein, indem bei leicht reduzierbaren Substanzen die Abspaltung des O beschleunigt wird. Aus allen diesen Tatsachen folgt aber nur, daß das Sonnenlicht auf zahllose Tiere lebenfördernd einwirkt, aber nicht, daß es unentbehrlich ist, denn bei fast allen höheren Tieren dringen die Lichtstrahlen nicht bis zu den inneren Organen vor, sondern wirken nur auf die Haut und die Augen ein,



und sehr viele Tiere leben andauernd in tiefster Finsternis. Ein großer Teil der Lichtwirkungen erklärt sich ferner aus der Umwandlung der absorbierten Lichtenergie in Wärme.

4. Eine **Erregbarkeit durch sichtbare Lichtstrahlen** ist, abgesehen von den Sinneszellen der Sehorgane, bis jetzt fast nur nachgewiesen worden, besonders durch HERTEL, für die Chromatophoren und für einige mit Pigment durchsetzte Gewebe. Manche Knochenfische ändern je nach der Belichtung etwas ihre Farben. Besonders auffällig ist die Erscheinung bei dem als Zierfisch häufig gehaltenen Zahnkarpfen *Haplochilus panchax*, dessen im Licht silberglänzender Hinterkopffleck im Dunkeln verschwindet, indem die schwarzen Chromatophoren sich ausdehnen und den Silberglanz verdecken. Diese Reizbarkeit gilt freilich nicht für alle Farbzellen; bei manchen Fischen und Krebsen sind sie nur reflektorisch von den Augen aus erregbar durch die sie versorgenden Nerven (s. I, S. 96, 80). Die Chromatophoren sind aber vielfach, vielleicht sogar immer, auch für die kurzwelligen, unsichtbaren Strahlen empfindlich. Werden die Pigmentzellen des Schwanzes einer Larve von *Triton taeniatus* mit ultraviolettem Lichte von 280 μμ Wellenlänge bestrahlt, so ballt sich der Farbstoff nach 15 Minuten vollständig zusammen, und die Zellen sterben schließlich ab. Werden sie nur kurze Zeit belichtet, so dehnen sie sich wieder aus. Blaue Strahlen (440 μμ) und gelbe (558 μμ) wirken ebenso, führen aber nicht zum Tode der Zellen. Bei *Loligo vulgaris* werden durch blaues Licht zuerst die gelben Chromatophoren zur Kontraktion gebracht, erst später die violettroten, das umgekehrte Verhalten tritt ein im gelben Lichte. Diese Zellen werden also durch die Strahlen der komplementären Farben am meisten erregt, weil diese am stärksten absorbiert werden. Andauernde Belichtung mit Blau oder Gelb schädigt die Zellen nicht. Die ultravioletten unsichtbaren Strahlen wirken auf beide Sorten gleich schnell. Die schwarzen Pigmentzellen von *Triton* zeigen natürlich keine Unterschiede in verschiedenfarbigem Licht. Um die Mitwirkung der Nerven der Chromatophoren auszuschließen, wurden die Tintenfische mit Atropin behandelt. Die Wirkung der Lichtstrahlen blieb dieselbe, woraus hervorgeht, daß diese Zellen durch Licht erregbar sind, wobei das Pigment die Rolle des Katalysators spielt. Die unsichtbaren Strahlen werden so stark absorbiert, daß sie auch ohne Pigment auf jedes Protoplasma einwirken. Das unpigmentierte Bauchmark des Regenwurms wird durch ultraviolette Strahlen, aber nicht durch sichtbares Licht gereizt, während der von Pigment durchsetzte Bauchstrang von *Sipunculus nudus* auf beide Sorten von Strahlen reagiert. Werden an den Augen von Kaninchen, Katzen und Fröschen die Sehnerven durchschnitten, so zieht sich die Pupille zusammen, wenn die Iris mit unsichtbaren Strahlen belichtet wird, aber nicht bei Verwendung sichtbarer Strahlen. Beim Frosch hingegen, welcher in den glatten Muskelfasern Pigment enthält, sind auch die längerwelligen Strahlen wirksam. Aus allen diesen Beobachtungen geht die Bedeutung des Pigments als Sensibilisator deutlich hervor, und es ist anzunehmen, daß noch viele andere Gewebe, welche Farbstoffe führen, lichtempfindlich sind. So erklärt sich die Lichtempfindlichkeit vieler augenloser Tiere (Muscheln, Actinien, Seeigel, Ophiuren u. a.), welche durch die in der Haut befindlichen Farbstoffe Lichtreize und vielfach auch Schattenreize wahrnehmen, worüber bei den Phototropismen ausführliche Angaben gemacht werden sollen.

Eine Reizbarkeit von farblosem Protoplasma durch gewöhnliches Sonnenlicht ist bis jetzt merkwürdigerweise nur selten beobachtet worden, während doch die weite Verbreitung von Sehorganen den gegenteiligen Schluß nahegelegt hätte. Wir kennen sie von vielen farblosen Bakterien, von einigen Amöben und Infusorien, von den Plasmodien der Myxomyceten, von gewissen Flagellaten, Schimmelpilzen und Wurzeln höherer Pflanzen. Hingegen vermag sehr intensives Licht von einigen tausend Kerzen viele Gewebe zu zerstören, wobei aber die Wärmewirkung vielleicht die Hauptrolle spielt. Es scheint also das lebende Protoplasma an sich kaum empfindlich für natürliche Lichtreize zu sein und erst sekundär diese Reizbarkeit zuweilen erworben zu haben, und zwar entweder unter dem Einfluß von Pigment oder ohne dieses, wie obige Fälle und pigmentlose Sehzellen beweisen.

5. Schädlicher Einfluß des ultravioletten Lichts. Die kurzwelligen unsichtbaren Strahlen üben, wie wir sahen, eine besonders intensive chemische Wirkung aus, welche leicht den Tod lebender Zellen herbeiführt. Zahlreiche Versuche haben gezeigt, daß die ultravioletten Strahlen bei kurzer Dauer die Bewegungen von Zellteilungen, Bakterien, Infusorien, Hydren, Rädertieren, Nematoden u. a. hemmen und bei längerer Belichtung sie töten. Durch die Quecksilberbogenlampe in einer Quarzröhre, welche sehr viel kurzwelliges Licht ausstrahlt, kann strömendes Wasser von allen Bakterien vollkommen gereinigt werden. Die sterilisierende Wirkung des Sonnenlichts beruht auf seinem Gehalt an unsichtbaren Strahlen. Er ist besonders groß auf hohen Bergen, da die Atmosphäre die am stärksten brechbaren Strahlen fast völlig absorbiert (s. S. 374). Dieser schädigende Einfluß auf das Protoplasma erklärt sich daraus, daß die Eiweißkörper photosensibel sind, und durch kurzwelliges Licht von ungefähr 300 $\mu\mu$ an die leichtlöslichen Albumine in die schwerlöslichen Globuline und diese schließlich in ausgefälltes, koaguliertes Eiweiß übergeführt werden. Dieser Satz ist erwiesen worden, indem Hühnereiweiß, Eiweißlösungen aus den Linsen von Schweinsaugen und aus Blutserum dem Lichte einer Quarzlampe ausgesetzt wurden. Die Umwandlung der Albumine in Globuline läßt sich dadurch feststellen, daß ein flockiger Niederschlag nach Zusatz von etwas Ammoniumsulfat entsteht. Eiereiweiß enthielt nach 2stündiger Belichtung 10,3 % mehr Globuline und geronnenes Eiweiß als vorher. Die durch Sonnenstich veranlaßten Blutveränderungen lassen sich so erklären. Auch die Altersveränderungen der menschlichen Linse dürften hierauf zurückzuführen sein, denn in ihr bilden sich während des ganzen Lebens durch die Lichtwirkung schwerlösliche Eiweißverbindungen auf Kosten der Albumine. Sie verhärten zunächst den Linsenkern und rufen dadurch im Alter von 40—50 Jahren Weitsichtigkeit und am Ende des Lebens häufig Trübungen (grauer Star) hervor. Auch das Absorptionsvermögen der Linse wird hierdurch stark beeinflußt. In der Jugend absorbiert sie nur einen Teil der nichtsichtbaren Lichtstrahlen, von Anfang der 50iger Jahre an fast alle ultravioletten und einen Teil der violetten und blauen. Hand in Hand damit nimmt sie eine immer gelbere Färbung an. Die Linsen vieler Fische und Cephalopoden haben eine gelbe Farbe, um die blauen Strahlen durch Absorption von der Retina fernzuhalten. Die Einwirkung des Lichts auf Eiweiß läßt sich steigern durch Zusatz von etwas Eisen oder Eosin. Diese Substanzen wirken dann als ein positiver Katalysator. Dasselbe gilt von dem in der Haut von Schnecken, See-

sternen und Regenwürmern nachgewiesenen Hämatoporphyrin, welches aus dem Blutfarbstoff Hämatin durch Entziehung des Fe gewonnen wird und die Haut allgemein lichtempfindlich macht. Damit ist freilich nicht gesagt, daß diese Reaktionen gesehen werden. In ähnlicher Weise läßt sich aus dem Chlorophyll durch Entfernung des Mg das Phylloporphyrin darstellen, welches ein so kräftiger Photokatalysator ist, daß es in einer Verdünnung von 1:80000 Kulturen von Paramaecium im Lichte eines trüben Wintertages abtötet, während es im Dunkeln wirkungslos ist. Die dunklen Pigmente in der Haut der Tier- und Menschenrassen heben wohl meist die Lichtwirkung auf die Eiweißkörper auf oder vermindern sie, sind also Schutzstoffe. Die oben geschilderte Fähigkeit des Tierkörpers, Pigmente an den dem Lichte besonders ausgesetzten Regionen zu bilden, ist also eine Anpassung, deren Nutzen sich, wie wir oben (S. 377) sahen, in 5facher Richtung zeigen kann. Manche Einrichtungen in den Sehorganen werden verständlich als Schutz gegen die blauen und ultravioletten Strahlen, so die bei Arthropoden und Wirbeltieren weit verbreiteten Pigmentwanderungen, der gelbe Farbstoff in der Linse der Tintenfische und vieler Cranioten, ferner in der Macula lutea des Menschen; die gelben und roten Oelkugeln in den Zapfen der Tagvögel und Schildkröten, endlich die Umwandlung der ultravioletten Strahlen in grünliches Fluoreszenzlicht in der Linse der Gliederfüßler. Außer den Pigmenten gewährt auch das Hämoglobin und seine Derivate Schutz gegen die ultravioletten Strahlen, da es diese stark absorbiert. Die starke Rötung unserer Haut im Hochgebirge oder in der Tropensonne ist daher eine Schutzreaktion, wie auch die unter diesen Verhältnissen eintretende Pigmentierung, und zwar eine solche zugunsten der Haut selbst, denn das ultraviolette Licht dringt höchstens 1 mm in die menschliche Haut ein, kommt also für innere Organe nicht in Betracht. Die vielen Blutkapillaren im Corium der Wirbeltiere dienen nicht bloß zur Ernährung der Haut, sondern bilden zugleich einen Lichtschutz, da infolge der roten Farbe des Bluts nur die langwelligen, chemisch unwirksamen Strahlen in die tieferen Gewebe eindringen können, falls diese pigmentfrei sind.

6. Einfluß des Lichts auf Wachstum und Organbildung. Pflanzen hängen sehr häufig in ihrer Wachstumsrichtung und der Anlage und Ausbildung von Organen von der Richtung oder von der Intensität des Lichtes ab. Man spricht von positivem oder negativem Photo-(Helio-)tropismus, wenn die ganzen Pflanzen oder ihre Teile durch Krümmung dem Lichte zuwachsen oder sich von ihm abwenden, und von Photomorphosen, um die Abhängigkeit der Gestalt vom Lichte auszudrücken. Um nur einige Beispiele hier zu nennen, so erhalten die meisten Pflanzen im Dunkeln kleine Blätter, lange Internodien und werden nicht grün (Etiolement). Das Licht hemmt das Längenwachstum der Stengel, daher der rosettenförmige Wuchs so vieler Alpenpflanzen. Bei vielen Pilzen, den Prothallien der Farne und manchen Blütenpflanzen unterbleibt die Bildung der Geschlechtsorgane im Dunkeln. *Impatiens noli me tangere* bildet im Licht große offene Blüten, welche durch Insekten befruchtet werden, im Halbdunkel kleine geschlossene, welche sich selbst befruchten. Es liegt hierin eine Anpassung, denn die Insekten würden die letzteren Blüten nicht aufsuchen. Der Efeu erzeugt die Haftwurzeln immer nur an der dunklen Seite und bildet im Schatten zweizeilig beblätterte sterile Triebe, im Lichte

radiäre Zweige mit anders geformten Blättern und mit Blüten. Die Schattenblätter der Buche haben eine größere Spreite, aber viel schwächer entwickeltes Pallisadenparenchym als die Sonnenblätter.

Zeigt sich so bei den Pflanzen eine sehr weitgehende Abhängigkeit im Habitus und feineren Bau vom Lichte, so verhält sich die übergroße Zahl der Tiere ganz anders: sie sind, abgesehen von der Pigmentierung, ganz unabhängig im Wachstum und in der Organbildung vom Lichte, und nur von einigen sessilen Tieren sind heliotropische Wachstumserscheinungen bekannt. Die Eier von Seeigeln, Wasserschnecken, Fischen und Fröschen entwickeln sich im Dunkeln ebenso gut wie am Lichte. Eine mehr oder weniger vollständige Unterdrückung von Organen durch Lichtmangel im Laufe der Phylogenie ist nur bekannt für die Augen vieler Höhlen- und Tiefseetiere. Amerikanische Forscher haben die Eier blinder Höhlenfische am Licht und solche von oberflächlich lebenden Fischen im Dunkeln aufgezogen und bei jenen degenerierte, bei diesen normale Augen erhalten. Eine Abweichung von der Norm war also nicht eingetreten. Es erregte daher berechtigtes Aufsehen, als es Kammerer gelang, das rudimentäre Auge des *Proteus* zu vollständiger Ausbildung mit Cornea, Linse, Glaskörper, Stäbchen und

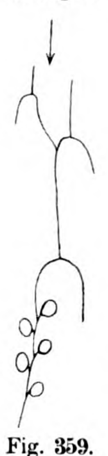


Fig. 359.

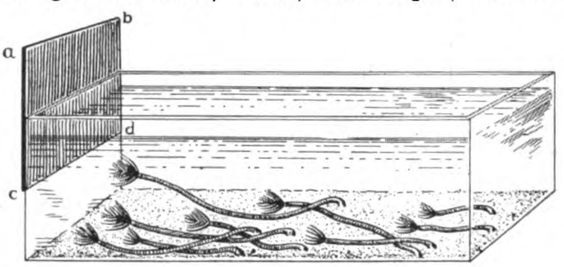


Fig. 360.

Fig. 359. Heliotropismus von *Sertularella polyzonias* nach Driesch. Der Pfeil gibt die Einfallsrichtung des Lichts an.

Fig. 360. Heliotropische Krümmung von *Spirographis spallanzanii* nach Loeb. Das Licht fällt nur unterhalb des Schirms *a b c d* ein.

Zapfen zu bringen, indem er die Tiere von der Geburt an durch 5 Jahre im roten Lichte aufzog oder im Tageslichte, welches periodisch durch rote Beleuchtung ersetzt wurde, um die Pigmentbildung in der Haut über dem Auge zu hemmen. Es geht hieraus hervor, daß trotz sehr langer Zeiträume die Dunkelheit nicht imstande gewesen ist, die Augenanlage zu unterdrücken, so fest ist sie in den Vererbungsmechanismus eingeschaltet. In ähnlicher Weise konnte Megusar am Höhlenkrebs *Niphargus*, welcher weder Auge noch Sehnerv, sondern nur ein Ganglion opticum besitzt, durch Belichtung wieder Pigment dort hervorrufen, wo die Augen früher gesessen haben. Der Hydroidpolyp *Sertularella polyzonias* wächst in einer Ebene. Befestigt man ihn auf einer Glasplatte, so entstehen Stolonen statt neuer Personen, wahrscheinlich infolge ungenügender Ernährung. Der erste Stolo (**359**) wendet sich vom Lichte ab, die folgenden sind zuerst positiv, dann nach Erzeugung eines Tochterstolo negativ heliotropisch. Bei *Eudendrium* werden an Schnittenden in der Dunkelheit fast nur Stolonen und nur 10 % Polypen

gebildet, während im Hellen ganz überwiegend Polypen entstehen. Vielleicht hängt die Bildung der letzteren von einem Stoff ab, welcher nur im Lichte sich bildet. Ist er einmal vorhanden, so ruft er die Polypen auch im Dunkeln hervor. Bei manchen tubicolen Anneliden wird das Wachstum der Röhren von der Richtung der Lichtstrahlen beeinflußt. Der Röhrenwurm *Spirographis spallanzanii,* welcher in einer etwas biegsamen Hornröhre sitzt, stellt diese fast immer nach LOEB (**360**) in die Richtung der Lichtstrahlen ein. Wechselt man nun die Richtung derselben, so wird die Röhre im Laufe einiger Tage entsprechend gekrümmt und durch Ausscheidung neuer Hornsubstanz an der Biegungsstelle in der neuen Lage festgehalten. Lichtempfindlich ist nur der Kiemenkranz, also der Teil, welcher aus der undurchsichtigen Röhre herausgestreckt wird. *Hydroides pectinata* (= *Serpula uncinata*) kann ihre Kalkröhren nicht umbiegen, verlängert sie aber so, daß die Spitze dem Licht zugewandt wird. In einer Kolonie von diesen beiden und ähnlichen Arten, welche dicht nebeneinander unter denselben Verhältnissen aufgewachsen sind, zeigen die Röhren aber durchaus nicht immer eine parallele Stellung, sondern sind häufig mit ihren Oeffnungen nach den verschiedensten Richtungen eingestellt, ein Beweis, daß das Streben nach ungestörter Entfaltung der Kiemen und andere Verhältnisse die Lichtreaktion beeinflussen. So waren von 37 Individuen von *Pomatoceras triqueter* 12 nach oben, 15 nach unten und 10 horizontal gerichtet (HARGITT). Aber auch weit voneinander in demselben Aquarium wachsende Röhrenwürmer nehmen oft ganz verschiedene Stellungen ein; der eine wächst dem Licht entgegen, der andere direkt von ihm ab. Wie es musikalische und unmusikalische Menschen gibt, so ist auch die Lichtempfindlichkeit der Röhrenwürmer sehr variabel.

C. Einfluß des Lichts auf die Lokomotion und Körperhaltung frei beweglicher Tiere.

I. Allgemeines.

Unter der Bezeichnung Photokinese oder Phototropismus[1]) fassen wir alle zwangsmäßigen Bewegungen von Organismen und ihrer Teile zusammen, welche durch Licht- oder Schattenreize ausgelöst werden. Die ersteren nennt man photoptische Bewegungen, die letzteren skioptische (σκιά Schatten); solche, die auf Licht- und auf Schattenreize eintreten, photoskioptische. Einige photokinetische Erscheinungen, nämlich die Veränderungen der Chromatophoren und die Abhängigkeit der Wachstumsrichtung bei Polypen und Röhrenwürmern, haben wir schon kennen gelernt. Hier sollen die durch Licht oder Schatten ausgelösten Ortsveränderungen geschildert werden. Dabei sind zwei verschiedene Verhältnisse zu berücksichtigen: bei der Photopathie (DAVENPORT) übt die Lichtintensität, genauer gesagt, der em-

1) Die Botaniker sprechen häufig nur bei festgehefteten Geschöpfen von Phototropismus und gebrauchen bei freibeweglichen die Bezeichnung Phototaxien. Da es aber gleichgültig ist, ob die Zwangsbewegung von einem sessilen oder von einem freien Organismus bzw. Organ ausgeführt wird, ist diese Terminologie nicht empfehlenswert. Τρόπος heißt Richtung, τάξις bestimmte Stellung, daher sollte man von Phototaxis nur sprechen, wenn die Körperachse eine bestimmte Stellung zum Licht einnimmt, gleichgültig ob sie ruht oder sich bewegt. Es ist aber üblich, nur bei Bewegungen von Taxien zu sprechen, und ich werde es ebenfalls tun, um keine neuen Bezeichnungen einzuführen.



pfundene Helligkeitswert, den Reiz aus; das Tier wandert, ohne daß dabei ein richtender Einfluß auf seine Körperstellung ausgeübt wird, direkt oder auf Umwegen dorthin, wo es die ihm zusagende Lichtmenge antrifft (**371** a); wandert es ins Helle, so wird es als positiv photopathisch bezeichnet, wandert es ins Dunkle, so ist es negativ. In einem geschlossenen Becken sammeln sich schließlich alle Individuen in der Zone der optimalen Lichtintensität, denn wenn sie bei ihrer Wanderung einmal zu dieser gelangt sind, so verlassen sie sie nicht wieder. Sie befinden sich gleichsam in einer Lichtfalle. Im zweiten Falle übt die Richtung der Lichtstrahlen einen orientierenden Reiz auf das Tier aus, so daß es zunächst seine Hauptachse mehr oder weniger parallel zur Einfallsrichtung stellt. Bleibt es in dieser Stellung, ohne sich zu bewegen, so spricht man von Phototropotaxis (Kühn); bewegt es sich in ihr auf das Licht zu oder von ihm ab, so spricht man von positiver bzw. negativer Phototaxis (**371** b). Es sollen auch Fälle vorkommen, in denen das Tier sich unter Beibehaltung eines bestimmten Winkels zum Lichteinfall bewegt (Lichtkompaßbewegung von Santschi, Photomenotaxis von Kühn).

Ob wirklich eine Phototropotaxis, eine zwangsmäßige symmetrische Einstellung eines freibeweglichen, aber ruhenden Tiers zur Lichtrichtung vorkommt, erscheint mir sehr zweifelhaft. Nach Doflein soll die Larve des Ameisenlöwen sich in ihrem Trichter mit dem Kopf vom Lichte abwenden, was aber v. Hess nicht bestätigen konnte. Es handelt sich vermutlich um eine Reaktion, die nur in sehr grellem Licht eintritt. Für ein ruhig auf Beute wartendes Tier wäre es sehr unvorteilhaft, wenn der Körper immer einer solchen Zwangsorientierung unterworfen wäre. Außerdem gewöhnt sich jedes Tier bald an die an einer Stelle herrschende Lichtrichtung, wenn deren Intensität konstant ist. Dagegen werden wir unten sehen, daß ruhende Tiere häufig in ihrer Körperhaltung, Flügel- und Beinstellung vom Lichte abhängig sind. Ebenso soll später gezeigt werden, daß die Lichtkompaßbewegungen vermutlich auf einer irrtümlichen Deutung beruhen, daß jedenfalls der Beweis für ein Lichtwinkelgefühl noch nicht erbracht ist.

So beschränken wir uns hier auf die Photopathie (Davenport = Photokinesis Engelmann 1883 = Phobotaxis Pfeffer 1904) und auf die Phototaxis (Strasburger 1878 = Phototropismus Loeb 1890 = Topotaxis Pfeffer). Beide Bewegungsformen können bei derselben Art vorkommen und sind nicht immer scharf auseinanderzuhalten. Die photopathische kann als die niedere Form angesehen werden, denn bei ihr wandert das Geschöpf auf einem unregelmäßigen Wege (**371** a), die phototaktische als die höhere, denn es wird der direkte Weg (**371** b) zur optimalen Lichtzone eingeschlagen. Ein scharfer Gegensatz zwischen Photopathie und Phototaxie besteht nicht hinsichtlich der Lichtempfindlichkeit, sondern nur bezüglich der Körperhaltung. Auch das photopathische Tier, welches sich der hellen bzw. der dunklen Region zuwendet, läßt sich von der Richtung der Lichtstrahlen beeinflussen, und umgekehrt müssen auch die phototaktischen Bewegungen auf Unterschiedsempfindlichkeit beruhen, da der Körper so eingestellt wird, daß beide Körperseiten gleichviel Licht erhalten. Die phototaktischen Tiere bewegen den Kopf oder auch den ganzen Körper so lange hin und her, bis beide Augen gleich belichtet sind, bis der Zustand einer „Erregungssymmetrie“ erreicht ist. Dann führt die bilaterale Muskulatur den Körper von selbst gerade auf die Reizquelle

zu oder von ihr fort. Die phototaktische Bewegungsrichtung wird beibehalten, solange die Möglichkeit hierfür besteht und der Lichtreiz in der nötigen Stärke andauert. Bringt man Euglenen in schmutziges, mit vielen kleinen Partikelchen gefülltes Wasser, so schwimmen sie bei mäßig starkem Licht regellos umher, weil sie beständig durch die Teilchen abgelenkt werden. Bei starkem Licht schwimmen sie auf dieses zu und drücken die Teilchen beiseite. Die Beibehaltung der Orientierung ist also eine Folge der andauernden Lichtreizung. Wird die Stellung der Lichtquelle geändert, so beschreibt die *Euglena* einen Bogen und stellt sich dadurch wieder wie früher zum Lichte ein. Der Mechanismus, durch den das Licht auf die Geißelbewegung einwirkt, ist noch nicht bekannt. Bei den meisten phototaktischen Tieren erfolgt die Körperorientierung mit Hilfe der Augen. Werden beide Augen gleich stark belichtet, so arbeiten die Beinmuskeln auf beiden Seiten gleich und bewegen das Tier in der Richtung der Lichtstrahlen. Das Auge beeinflußt also den Tonus der Muskeln. Um seine Wirkung zu studieren, beleuchtet man das Versuchstier von oben mit diffusem Licht. Wird nun ein Auge ausgeschaltet, z. B. das linke einer Schnecke (**372**),

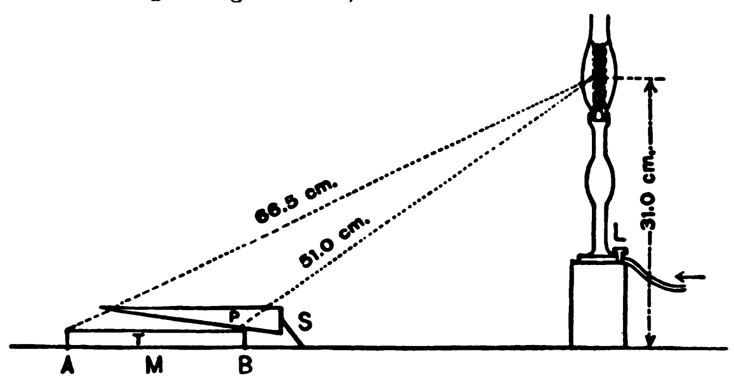


Fig. **361.** Versuchsordnung für Phototaxis. *T* Behälter mit Wassertieren, *A*, *B* seine beiden Enden, *M* seine Mitte, *P* prismatisches Gefäß mit Tuschelösung, *S* Schirm zum Abhalten von Lichtstrahlen, *L* Lampe. Nach Davenport und Cannon.

so erfolgt meist zuerst Kreisbewegung nach links, was in der Regel so gedeutet wird, daß vorübergehend durch die Verletzung ein hemmender Einfluß vermittels des Nervensystems auf die Muskeln der verletzten Seite ausgeübt wird (**365** *d, e*). Das umgekehrte Verhalten zeigen manche Insekten und Amphipoden, was sich daraus erklären dürfte, daß die aus dem Ganglion opticum austretenden Neuronen besonders stark die Gegenseite beeinflussen (vgl. I, S. 437, Fig. **428**, die Bahn *6—13—10*). Für die Tonuswirkung muß es gleichgültig sein, ob ein Tier positiv oder negativ ist; die Kreisbewegung erfolgt nach der gehemmten Seite. Nach einiger Zeit aber bewegen sich einseitig geblendete Tiere wieder geradeaus; wie ich annehme, weil die Muskeln beider Seiten an ein symmetrisches Zusammenspiel gewöhnt sind oder andere Sinnesorgane kompensatorisch eintreten (**371** h, α). Will man feststellen, ob ein Tier photopathisch veranlagt ist, so muß man die Lichtstrahlen senkrecht von oben auf den Behälter fallen lassen und über demselben ein keilförmiges mit verdünnter Tusche gefülltes Gefäß legen, so daß in dem Behälter ein abgestuftes Lichtfeld entsteht.

Sammeln sich nun die Tiere in einer Zone mittlerer Helligkeit, so kann man sie als photopathisch ansehen. Wandern sie hingegen bis zum hellsten oder dunkelsten Ende, so kann dies auf Phototaxis beruhen, indem die Tiere merken, aus welcher Richtung die meisten oder die wenigsten Strahlen kommen, oder auf Photopathie; im ersteren Falle werden alle Tiere parallel gerichtet sein, im letzteren nicht. Viele Tiere sind gleichzeitig photopathisch und phototaktisch. Es siegt dann die stärkere Empfindlichkeit. Solche Tiere werden z. B., wenn sie positiv phototaktisch sind und bei *A* (**361**) in den Behälter *T* gesetzt werden, so weit gegen *B* wandern, bis sie die ihnen zusagende Lichtstimmung erreicht haben. Sie bewegen sich also auf das Licht zu und dabei ins Dunkle. In dem in **362** wiedergegebenen Fall haben sich *Volvox*-Kolonien vom Lichte fortbewegt, haben sich aber trotzdem an der hellsten Stelle des zylindrischen Gefäßes angesammelt. Beim Schwimmen stellten sie sich genau in der Richtung der Lichtstrahlen ein, waren also negativ phototaktisch. Noch bezeichnender ist der Versuch Fig. **363**. Negativ phototaktische Flagellaten (*Carteria* und *Chlamydomonas*) befinden sich in einem zylindrischen Gefäß, welches bei a in Wasser, bei b in Luft, bei c in Monobromnaphthalin steht. Trotz der verschiedenen Strahlenbrechungen sammeln sich alle Individuen an der abgewandten Seite. Bei a sind beide Seiten gleich hell, bei b liegt die hellste Stelle an der abgewandten, bei c an der dem Lichte zugewandten Seite. Es ist also allein die Richtung, nicht die Intensität des Lichts maßgebend gewesen. Es ist oft sehr schwer festzustellen, ob die Lokomotionen überwiegend photopathischer oder phototaktischer Natur sind, um so mehr als häufig eine gewisse Variabilität der Individuen beobachtet wird. In solchen Fällen sprechen wir einfach von positiven oder negativen Phototropismen. Sie werden sehr oft auch bei augenlosen Tieren beobachtet, so daß dann eine Lichtempfindlichkeit in der Haut (dermatoptische Funktion) angenommen werden muß. Einige

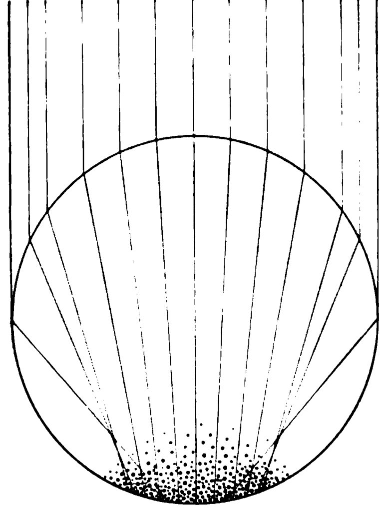
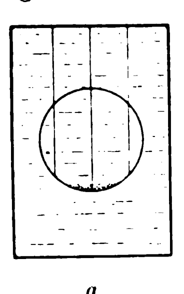
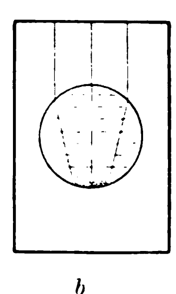


Fig. **362**. Negative *Volvox*, welche sich an der hellsten Stelle des zylindrischen Gefäßes angesammelt haben. Nach BUDER.





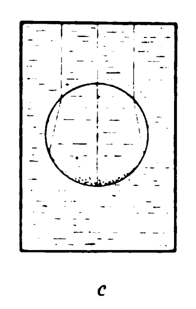


Fig. **363**. Negative *Carteria* und *Chlamydomonas* nach BUDER. Das zylindrische Gefäß ist umgeben bei a von Wasser, bei b von Luft, bei c von Monobromnaphthalin.

Tiere hängen in der Schnelligkeit ihrer Bewegungen von der Lichtintensität ab; man nennt sie dann photodynamisch. Die Einstellung des Körpers bei den Phototaxien erfolgt nach zwei verschiedenen, aber nicht immer scharf zu trennenden Methoden. Einige Tiere, z. B. Infusorien und Rädertiere, führen so lange zuckende Bewegungen, deren Art vom Körperbau abhängt, aus, bis die Hauptachse des Körpers parallel zu den Lichtstrahlen steht. Man hat dies als die „Probiermethode“ (Theorie des „trial and error“ von Jennings) oder als „Suchbewegungen“ bezeichnet. Andere Tiere, z. B. die Daphnien und viele Krebslarven, beantworten die asymmetrische Belichtung des Körpers mit einer asymmetrischen Bewegung und stellen sich dadurch symmetrisch ein. Diese Methode wird von Loeb (1890) und Verworn (1894) tropistische Reaktion genannt, und es ist eine Theorie der Tropismen auf ihr aufgebaut worden. Die erstere Methode ist die unvollkommenere und daher wohl die primitivere, denn eine Anzahl zufälliger Bewegungen sind nötig, um das Ziel zu erreichen, welches bei der tropistischen Reaktion sofort erreicht wird. Dieser Unterschied in der Zahl der Bewegungen ist aber nebensächlich. Beide Theorien gehen davon aus, daß das Tier den Unterschied zwischen einer stärker und einer weniger belichteten Körperseite bemerkt, entweder durch die Augen oder durch photosensitive Stoffe der Haut, was zur Folge hat, daß die Muskeln der einen Seite auf dem Wege über das Nervensystem stärker gereizt werden als die der andern, und die Einstellung auf die Lichtquelle zu oder von ihr ab eintritt. Wird ein Tier zwei Lichtreizen ausgesetzt oder einem Lichtreiz und einem andern Reiz, so sind zwei Fälle denkbar, die beide in der Natur vorkommen. Entweder es werden beide Reize wahrgenommen und beantwortet nach dem Parallelogramm der Kräfte oder nur der eine. Fig. **373** zeigt einen Flußkrebs, auf den die Schwerkraft und ein starker Lichtreiz einwirken und dessen Ruhelage der Resultante beider Reize entspricht. Werden Euglenen und marine Larven zwischen zwei sich kreuzende Lichtstrahlen gestellt, so bewegen sie sich in der Diagonale eines Rechtecks, dessen Seitenlängen den Lichtstärken entsprechen („Resultantengesetz“ von Buder); desgleichen wandern zwei Fliegen (*Eristalis tenax, Erax rufibarbis*) auf einen Punkt zwischen zwei verschieden starken Lichtquellen zu, und dieser Weg entspricht jenem Gesetz. Im zweiten Falle wird nur der eine Reiz beachtet, sei es, daß er viel stärker als der andere ist, sei es, daß er zufällig zuerst die Aufmerksamkeit des Tieres erregt und gefesselt hat (**371** c—e). Man hat hieraus und aus andern Beobachtungen Einwände gegen die Loebsche Phototropismenlehre erhoben, die mir nicht stichhaltig erscheinen und auf die am Schlusse dieses Kapitels eingegangen werden soll (s. S. 421).

Zur Erklärung des Gegensatzes zwischen photopathischen und phototaktischen Tieren kann man annehmen, daß bei ersteren die Reizwirkung geringer ist, weil der percipierende Apparat auf einer niedrigen Stufe steht und kein scharfes Fixieren gestattet oder die zugehörigen Zentren unvollkommener arbeiten. Bei den meisten hierzu gehörigen Tieren spielt das Licht beim Nahrungserwerb keine Rolle, und sie meiden daher dasselbe, denn im Lichte könnten sie höchstens ihren Feinden leichter zur Beute fallen (*Stentor coeruleus*, Planarien, *Arion. Limax, Planorbis*, Bettwanze, *Amphioxus*). Einige unter ihnen haben nur Hautlichtempfindlichkeit, da die Augen nicht funktionieren (*Amblyopsis, Ammocoetes, Oncidium floridanum*), so daß ein Fixieren



der Lichtquelle ausgeschlossen ist. *Echinus, Asterina gibbosa* und *Asterias rubens* lieben eine mittlere Helligkeit und sind ebenfalls dermatoptisch; erstere Gattung hat keine Augen, und bei letzteren beiden spielen sie nur eine untergeordnete Rolle. Aus diesen Tatsachen schließe ich, daß die Photopathie die phyletische Vorstufe der Phototaxie ist, und daß die Fähigkeit, direkt auf die Lichtquelle zuzueilen oder von ihr zu fliehen, sich in demselben Maße entwickelte, als die Augen, das Gehirn und die Lokomotionsorgane sich vervollkommneten. Daher finden wir unter den Arthropoden die besten Beispiele für Phototaxie. Die pflanzlichen Flagellaten bilden eine Gruppe für sich, da sie durch das Chlorophyll und zuweilen auch durch Stigmen besonders photosensibel sind. Meine Auffassung schließt nicht aus, daß hochstehende Gruppen die Phototaxien schließlich aufgeben, weil sie mit ihren vorzüglichen Augen ihr Nahrungsgebiet und ihre Verstecke auch ohne solche Zwangsbewegungen finden. Dabei müssen sie natürlich auf eine gewisse Lichtintensität Rücksicht nehmen — ein *Octopus* verkriecht sich auf der dunklen Seite des Aquariums, Tagschmetterlinge fliegen besonders bei Sonnenschein richtungslos umher —, und man kann sie deshalb als photopathisch bezeichnen, aber sie bleiben doch in hohem Grade unabhängig von dem Helligkeitsgrade. Es ist zweckmäßig, für solche Geschöpfe die früher oft gebrauchten Ausdrücke „photophil“ und „photophob“ (lichtliebend, lichtmeidend) zu verwenden.

Die Schattenempfindlichkeit kommt namentlich sessilen (Röhrenwürmer) oder langsam beweglichen Tieren zu, die sofort ihre exponierten Organe zusammenziehen (Siphonen von Muscheln, Kiemen von *Chromodoris*) oder den ganzen Körper kontrahieren (Holothurien, *Chiton, Oncidium*) oder auch eine Schutzstellung annehmen (Aufrichten der Stacheln bei *Diadema*), wenn der Schatten eines Angreifers auf sie fällt. Viele von ihnen sind negativ phototropisch und dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht auf Zunahme der Lichtintensität reagieren. Von gut beweglichen und trotzdem skioptischen Organismen seien *Euglena* und die Ascidienlarven genannt.

Die Phototropismen stehen meist in engster Beziehung zur Lebensweise und sind Anpassungen, welche bei nahe verwandten Arten, sogar bei verschiedenen Altersstadien derselben Art, verschieden sein können. Durch Aenderung der Temperatur, der Salinität und anderer äußerer Verhältnisse läßt sich bei manchen Arten eine Umkehr der Vorzeichen experimentell hervorrufen. Alle diese Reflexe pflegen bei frisch gefangenen Tieren viel ausgesprochener zu sein als bei solchen, welche schon längere Zeit in Aquarien gehalten wurden, was wohl auf der geringeren Sauerstoffzufuhr der letzteren oder auch auf Gewöhnung beruht. Die Phototropismen sind bei den wirbellosen Tieren sehr weit verbreitet, zeigen sich aber meist nur auf einer bestimmten Altersstufe; bei den Fischen finden sie sich überwiegend nur bei jugendlichen Exemplaren. Von den Amphibien an kann man kaum mehr von optischen Zwangsbewegungen sprechen, denn die höheren Tiere beherrschen durch ihr wohlentwickeltes Auge so sehr ihre Umgebung, daß sie dieselbe ohne Festhaltung einer bestimmten Richtung ausnutzen. Ihre Abhängigkeit vom Lichte tritt dann nur darin hervor, daß sie helle, sonnige oder dunkle, schattige Plätze aufsuchen und ihrer Lebenstätigkeit am Tage oder in der Dämmerung oder in der Nacht nachgehen. Bei den niederen Tieren tritt der Anpassungscharakter der



Phototropismen hauptsächlich in doppelter Hinsicht hervor. Die Lichtreize führen die Tiere erstens in ihr Nährgebiet, z. B. die jungen Raupen dorthin, wo die zarten jungen Blätter sich befinden. Hierhin gehören die Schwarmbewegungen vieler Larven der Bewohner des Meeresgrundes und der Planktontiere, wodurch diese in die ihnen zusagende Wasserzone getrieben werden. Zweitens veranlasseng ie Lichtreize Fluchtbewegun en, je nach der Lebensweise, ins Helle oder ins Dunkle hinein. Daher lassen sie sich häufig durch künstliche Reize (Erschütterung, scharfe Reagentien, schlechtes Wasser, Zusammendrängen vieler Tiere auf engem Raum) hervorrufen. Bringt man z. B. in ein Gefäß mit vielen Kaulquappen, welche nach allen Richtungen durcheinander schwimmen, einige Exemplare in einem Uhrschälchen (**364**), so stellen nur diese sich gegen die Lichtquelle ein. Die Phototropismen gehören zu den Instinkten, da sie zwangsmäßig ohne Bewußtsein und Absicht verlaufen und (im Gegensatz zu den viel einfacheren, aber ebenfalls zweckmäßigen Reflexen) aus einer komplizierten Kette von Bewegungen sich zusammensetzen. Die Zwangsmäßigkeit zeigt sich darin, daß alle unter sich gleichen Individuen einer Art dasselbe Verhalten zum Lichte zeigen.

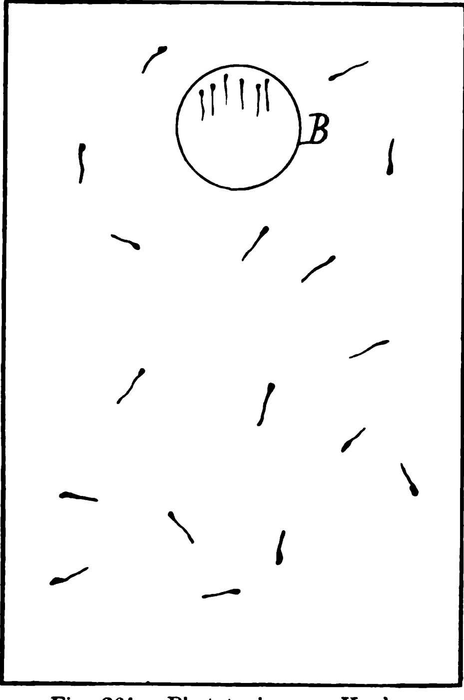


Fig. **364**. Phototaxis von Kaulquappen auf engem Raum, nach FRANZ.

II. Phototropisches Verhalten verschiedener Klassen.

1. Protisten. *Amoeba proteus* kriecht bei starker seitlicher Beleuchtung gern von der Lichtquelle weg, indem auf der Lichtseite die Bildung von Pseudopodien gehemmt wird. Letzteres tritt auch ein, wenn das ganze Tier stark belichtet wird. Dabei sind die blauen Strahlen die eigentlich wirksamen, denn in diesem Lichte unterbleibt die Bewegung der meisten Individuen, während sie im roten Lichte umherkriechen. Gewisse Beobachtungen zeigen, daß Amöben sogar auf dunkle Flecke in 100 μ Entfernung reagieren, und zwar meist negativ. Die Lichtempfindlichkeit ist für Amöben erwiesen, aber es ist noch unklar, warum sie bald positiv, bald negativ oder auch indifferent sich verhalten. Die meisten farblosen Infusorien reagieren nicht auf Licht von gewöhnlicher Stärke; eine Ausnahme bilden einige pigmentfreie Infusorien, welche parasitisch auf grünen Flagellaten leben und ebenso wie diese vom Licht beeinflußt werden, wodurch das Auf-

suchen der Wirtstiere sehr erleichtert wird. Bei den gefärbten Infusorien hat man zum Teil sehr ausgesprochene Reaktionen beobachtet. Bei dem grünen *Paramaecium bursaria* sind sie abhängig von dem Sauerstoffgehalt des Wassers: im sauerstoffarmen Wasser sammeln sich die Tiere an den belichteten Stellen an, damit ihre chlorophyllführenden symbiontischen Algen Sauerstoff produzieren: enthält es viel Sauerstoff, so bevorzugen sie die dunklen Regionen. *Stentor coeruleus* sucht sich an schattigen, vom Lichte abgewandten Stellen anzusammeln. Wird die eine Hälfte des Gefäßes verdunkelt, die andere belichtet, so gelangen beim Umherschwimmen schließlich alle Individuen in die dunkle Zone und bleiben hier. Sie sind also negativ photopathisch. Sobald sie in die Lichtzone vorstoßen, schwimmen sie rückwärts oder wenden sich nach der rechten aboralen Seite herum, so daß sie wieder ins Dunkle gelangen. Das vordere Ende des Tieres ist viel empfindlicher als das hintere, mit dem es sich anheftet, und daher ändert es die Schwimmrichtung so lange, bis das Vorderende abgekehrt ist. Im angehefteten Zustand reagieren sie nicht auf Licht, weil der Kontaktreiz überwiegt, der sie zwingt, sich senkrecht zur Unterlage zu stellen.

Euglenen und andere chlorophyllartige Flagellaten sind ausgesprochen phototaktisch, und zwar einige Arten positiv, andere negativ. Es kommen auch Umkehrungen der Vorzeichen vor, so daß Individuen, welche in den Kulturgefäßen positiv waren, in den Versuchsküvetten negativ reagieren. In dem in **362** abgebildeten Falle stellen sich bei horizontaler Beleuchtung die einzelnen Individuen genau in die Richtung des Lichtstrahls. Dabei schwimmen sie unter Drehung um die Längsachse in einer engen Spirale. Wird eine positive *Euglena* plötzlich von hinten belichtet, so beschreibt sie meist zuerst eine etwas weitere Spirale und macht gleichzeitig einen Bogen, so daß das Vorderende wieder dem Lichte zugekehrt ist. Es fehlen also Versuchsbewegungen. Die dorsale Seite (größere Lippe, **376**) wird der Außenseite der Spirale zugekehrt. Taucht das Vorderende plötzlich in eine sehr viel hellere oder dunklere Zone oder wird es sonstwie gereizt, so erfolgen die „Schreckbewegungen", welche in Stillstand, Drehung um 90 oder mehr Grad, Rückwärtsschwimmen und Körperkontraktionen bestehen können. Ist das Lichtgefälle nur gering, so schwimmen sie bald in die helle, bald in die dunkle Zone und bleiben schließlich in einer Region von mittlerer Helligkeit. Sie sind also bei geringen Lichtabstufungen photopathisch, bei starken phototaktisch. Die Euglenen sind sicherlich unterschiedsempfindlich, und zwar gilt dies für positive und für negative Individuen. Die Neueinstellung nach Aenderung der Lichtrichtung durch Schwimmen in einer Kurve und die Schreckbewegungen (nach Aenderung der Lichtintensität) scheinen auf verschiedenen Mechanismen zu beruhen. — Die Zuckerflagellate *Polytomella agilis* besitzt ein rotes Stigma, aber keine Chromatophoren, und ist negativ phototaktisch.

2. Cölenteren. Die Hydren, grüne wie blaue, sind positiv phototropisch, wie A. Trembley 1744 entdeckte. Sie sammeln sich an der belichteten Seite eines Gefäßes und, wenn dieses aus verschiedenfarbigen Glasstreifen besteht, in dem blauen Lichte. Da die kleinen Krebse, von denen sie leben, sich ebenso verhalten, liegt der Vorteil dieser Reaktionsweise auf der Hand. Die meisten Actinien scheinen nicht lichtempfindlich zu sein, während *Cerianthus* und *Bunodes* ihre Tentakeln dem Lichte zuwenden und die im Schatten lebende *Edwardsia*



lucifuga sie beim schwächsten Lichtstrahl einzieht. SARS (1846) fand kleine „Augenflecke“ an der Tentakelbasis von Anthomedusen und sah, daß die Tiere immer dem Lichte zuschwimmen. Manche Medusen (*Sarsia, Leuckartiara*) schwimmen nur im Licht umher, während sie bei längerer Dunkelheit ruhig am Boden liegen. Die Glockenkontraktionen der letzteren Gattung treten im Licht auch etwas rascher ein als im Dunkeln. Das Licht wirkt also, wie bei so vielen mit Augen versehenen Tieren, anregend auf die Lokomotion. Bei der Meduse *Gonionemus murbachii* bestehen die gewöhnlichen Bewegungen darin, daß sie mit eingezogenen Tentakeln von unten nach oben steigt, dann an der Oberfläche umdreht und sich mit lang ausgestreckten Fangtentakeln herabfallen läßt, wobei die Subumbrella nach oben gekehrt ist. Am Boden dreht sie wieder um und beginnt das Spiel von neuem. Dieses ändert sich auch nicht bei Belichtung von unten, hat also mit Phototaxis nichts zu tun. In einem Gefäß mit Licht und Schatten sammeln sie sich nach einiger Zeit gewöhnlich im Dunkeln. Sie meiden grelles Licht, steigen aber bei beginnender Dunkelheit vom Boden nach oben, sind also dann positiv. Liegt das Tier mit der empfindlichen Subumbrella nach oben am Boden, so dreht es sich zuweilen bei Steigerung der Lichtintensität um und kehrt bei Abnahme wieder in die erste Stellung zurück. Alle diese Lichtreaktionen zeigen große Variabilität und hängen wohl von den inneren Zuständen des Individuums ab.

3. Echinodermen. Viele hierhergehörige Arten sind in ihrer Haut sehr lichtempfindlich, obwohl sie keine Augen besitzen. Die Seeigel sind nach v. UEXKÜLL und MANGOLD negativ phototropisch. Einige Arten zeigen außerdem einen ausgesprochenen Beschattungsreflex, indem alle Stacheln bei vorübergehender Beschattung, ebenso wie bei mechanischer Reizung oder bei Lichtreizung, gehoben werden, um sich gleich darauf wieder zu senken. Bleibt der Schatten auf dem Tiere ruhen, so bleiben auch die Stacheln gehoben. Sehr schön kann man diese Reaktion bei den mit sehr langen und dünnen Stacheln ausgerüsteten Diademen der Korallenriffe beobachten, die dem Angreifer einen ganzen Wald von zusammengelegten Spießen entgegenstrecken, wenn er seinen Schatten auf sie fallen läßt. Während der Schattenreflex ein Abwehrmittel ist, ist der Lichtreflex eine Fluchtbewegung. In der Haut der Echiniden findet sich eine Art Sehpurpur, welcher durch Alkohol ausgezogen wird. Diese Lösung bleicht im Lichte schnell ab. Man nimmt daher an, daß er sich im Lichte zersetzt und auf die Hautnerven einwirkt, also als Lichttransformator und Sensibilisator dient. Der Belichtungsreflex kann sich auf der äußeren Schalenhälfte allein abspielen, während zum Beschattungsreflex auch die Anwesenheit des Radialnerven nötig ist. Die mediterranen *Arbacia pustulosa* und *Strongylocentrotus lividus* zeigen beide die Fluchtbewegung ins Dunkle, während der Beschattungsreflex nur bei der ersteren Art deutlich ist. *Echinus* kriecht in einem dunklen Bassin auf einen Lichtspalt zu, scheint also eine mittlere Beleuchtung zu bevorzugen. Der langstachelige *Centrostephanus longispinus* des Mittelmeers hebt seine Stacheln ebenfalls bei Beschattung, und gleichzeitig bewegt er ca. 30 sehr kleine, nur 2—3 mm lange Stacheln, welche um den After herum angeordnet sind. Sie enden mit einer violetten Verdickung, welche kleine Sinneshügel (Augen?) trägt, und rotieren lebhaft bei Abnahme der Belichtung, aber nicht bei Zunahme. Ich vermute, daß sie ebenso wie die Randkörper der Medusen und die Halteren der Dipteren energie-



erzeugend wirken und die Muskelarbeit beim Heben der Stacheln unterstützen. HESS konnte mit dem Pupilloskop zeigen, daß die violetten Kölbchen noch die feinsten, vom menschlichen Auge wahrgenommenen Helligkeitsunterschiede empfinden und durch Bewegungen beantworten.

Bei den Seesternen läßt sich besonders deutlich nachweisen, daß nahe verwandte Arten in ihrem phototropischen Verhalten verschieden sein können. *Asterias forreri* ist im allgemeinen negativ, obwohl einzelne Individuen je nach inneren Zuständen und äußeren Verhältnissen zuweilen recht variabel sind. Sie kriechen nach der dunklen Seite des Behälters, hören mit dem Fressen auf, wenn sie plötzlich stark belichtet werden, und werden sehr unruhig, wenn sie aus dem Dunklen ins Helle gebracht werden. In einem von einer Seite belichteten Gefäß biegt das Tier alle 5 Arme nach der vom Licht abgekehrten Seite. Wird ein Teil des Körpers beschattet, so bewegt es sich nach der Schattenseite, und dreht sich aus der Rückenlage nach der dunklen Seite in die normale Stellung zurück. Es bleibt noch unentschieden, wie weit bei diesen Reaktionen die Hautempfindlichkeit und wie weit die Augen beteiligt sind. Der negative Phototropismus erklärt sich aus der Lebensweise, denn die Art lebt an der kalifornischen Küste im Flachwasser an der Unterseite von Felsen. Umgekehrt ist *Echinaster crassispina,* eine Art, welche bei den Tortugas im offenen Licht auf dem Meeresboden lebt, positiv phototropisch. Sie bewegt sich fast immer, auch im abgestuften Lichte, nach der hellen Seite. Diese Reaktion erfolgt durch die Lichtempfindlichkeit der Rückenhaut, denn sie ändert sich nicht, sondern wird nur etwas langsamer nach Entfernung der Armspitzen. Auch ein Exemplar des mediterranen *Pentagonaster placenta* erwies sich als positiv, obwohl die in 40—400 m lebende Art nicht oft Gelegenheit zur Verwertung dieser Eigenschaft hat. Vielleicht hängt sie damit zusammen, daß das untersuchte Exemplar geschlechtsreif war, und daß die Art in diesem Zustande zum Absetzen der Geschlechtszellen aus tieferem Wasser nach oben steigt. Eine dritte Gruppe von Seesternen bevorzugt auf Grund ihrer Hautlichtempfindlichkeit eine mittlere Belichtung und kriecht daher aus ganz dunklen Regionen ins Helle und aus greller Belichtung ins Dunkle. Hierher gehören *Asterina gibbosa* und *Panceri* von Neapel und *Asterias rubens* und *Solaster papposus* der Nordsee. Bei den beiden letzten Arten ist die Hautlichtempfindlichkeit so stark, daß schon durch eine geringe teilweise Beschattung ein Tier ohne Armspitzen in das hellere Gebiet sich bewegt. Die Augen dieser Arten vermögen nicht Bilder, vielleicht auch nicht Bewegungen zu erkennen. Sie sehen aber Helligkeitsunterschiede, die aus der Ferne kommen, und zwar sowohl helle Strahlen, die in ein dunkles Gebiet fallen, wie Schatten, welche in ein helles Versuchsfeld geworfen werden. Sie kriechen dann auf diese Reizquellen zu, also z. B. auf eine dunkle Mytilusschale oder ein dunkles Stück Pappe oder einen Lichtstrahl. Unter den Seesternen des Golfes von Neapel zeigen die *Astropecten*-Arten eine außerordentliche Lichtempfindlichkeit der Füßchen; sie werden bei Belichtung eingezogen, und die Ambulacralrinne schließt sich über ihnen.

Die Ophiuren sind negativ phototropisch; sie wandern auf dunkle Gegenstände zu und von der Lichtquelle fort. Daher findet man sie im Freien unter Steinen, in Felslöchern, in dunklen Winkeln zwischen Korallen u. dgl. *Ophioderma* kann man durch Fischfleisch aus dem Versteck hervorlocken, und das Tier kriecht dann mit der



Beute wieder in dasselbe zurück. Da keine Augen vorhanden sind, müssen wir eine Lichtempfindlichkeit in der Haut vermuten. Bei dieser Gattung ist die Rückenseite viel empfindlicher als die Bauchseite, bei anderen reagiert auch die letztere prompt auf Lichtreize.

Manche Holothurien ziehen bei Belichtung die Tentakeln ein und schließen den Mund. *Thyone briareus* hat ein schattenempfindliches Hinterende, das aus dem Sande herausgestreckt gehalten wird, während der übrige Körper eingegraben wird. *Holothuria surinamensis* und Verwandte sind negativ phototropisch und sammeln sich an der dunkelsten Stelle des Aquariums. Auf der Suche nach einer solchen marschieren sie nicht selten gegen das Licht. Sie sind also photopathisch. Außerdem sind sie skioptisch. Jede Beschattung bringt die Tentakeln, den Mund und die Kloake zur Einstülpung. Die ganze Körperoberfläche ist licht- und schattenempfindlich. Eine Reaktion auf Lichtzunahme findet nicht statt.

4. Würmer. Die Planarien leben im allgemeinen an dunklen Stellen, unter Steinen, in Spalten, die Landformen im Mulm alter Bäume. Damit stimmt überein, daß sie negativ phototaktisch sind, nur die auf *Limulus* halb parasitisch lebende *Bdelloura candida* reagiert positiv. Die ersteren ändern daher die Richtung, wenn sie so gestellt werden, daß sie sich dem Lichte entgegen bewegen. Die einmal eingeschlagene Richtung wird aber öfters noch eine kurze Zeit beibehalten. Dabei bewegen sie sich schneller, wenn der Kopf gegen das Licht gekehrt ist, als wenn er von ihm abgekehrt ist. Die Einstellung ist manchmal nicht genau parallel den Strahlen, so daß sie dann schräg vom Lichte sich fortbewegen. Wenn sie müde sind, werden sie oft unempfindlich gegen Lichtreize. Aenderungen in der Richtung des einfallenden Lichtes werden sofort beantwortet, auch wenn der Wechsel allmählich vor sich geht. Sind sie hungrig und ist Nahrung in der Nähe, so treten alle diese Reaktionen zurück. Wird das rechte Auge entfernt und das Tier von links beleuchtet, so bewegt es sich nach rechts vom Lichte ab; es kriecht aber geradeaus, wenn das Licht von der verletzten Seite einfällt und auf das intakte nicht einwirkt. Einseitige Durchschneidung der Halsnerven veranlaßt Fluchtbewegung nach der unverletzten Seite (**371** h). Sehr intensives Licht kann eine Lichtstarre zur Folge haben. Das Vorderende ist besonders lichtempfindlich, weil sich hier die Augenflecke befinden. Tiere mit Augen bewegen sich schneller als solche ohne sie. Wird der Kopf abgeschnitten, so bleiben die Lichtreaktionen unverändert, verlaufen aber langsamer, ein Beweis, daß die ganze Körperoberfläche lichtempfindlich ist. Nur bei *Dendrocoelum lacteum* und bei *Thysanozoon brochii* reagiert allein der Kopf auf Lichtreize. Planarien vermögen auch Intensitätsunterschiede bei nicht gerichteter Belichtung wahrzunehmen, sie sind also auch photopathisch.

Die Regenwürmer halten sich am Tage in ihren Löchern auf und kommen nur nachts zum Vorschein, um Blätter zu fressen. Man kann schon hieraus entnehmen, daß sie das Licht im allgemeinen meiden, wenngleich Versuche ergeben, daß die Lichtempfindlichkeit nicht groß ist und während des Fressens und Kopulierens noch mehr zurücktritt. Wenn man sie nach Regengüssen viel im Freien umherliegen sieht, so hat das Wasser sie aus ihren Löchern herausgetrieben. Läßt man *Allolobophora foetida* am Fenster bei Tageslicht auf feuchtem Fließpapier umherkriechen, so sind die Reaktionen zwar überwiegend negativ, aber



doch sehr unsicher. Konstruiert man eine ⊢-Röhre und läßt das Tier von rechts in sie hineinkriechen und orientiert so, daß die kurze Röhre parallel zum Lichteinfall steht, so wandert das Tier in 96 Proz. der Fälle nach der abgewandten Seite. Es zeigt sich also in dieser Zwangslage eine deutliche Lichteinwirkung. *Perichaeta bermudensis*, ein besonders lebhaft beweglicher Regenwurm, kriecht nur in sehr starkem Licht sofort von ihm ab. In schwächerem Licht werden erst viele „Probierbewegungen" nach den verschiedensten Richtungen ausgeführt. Im ausgestreckten Zustand ist die Lichtempfindlichkeit größer als im zusammengezogenen, weil die sensiblen Elemente im ersteren auf eine größere Oberfläche verteilt sind und das Epithel weniger dick ist. Das Kopfende ist am empfindlichsten; darauf folgt das Hinterende, und noch geringer ist die Empfindlichkeit der übrigen Haut. Diejenige am Schwanze hängt damit zusammen, daß der Regenwurm beim Absetzen der Faeces die Afteröffnung aus der Erdröhre herausstreckt und dabei „der Sicherheit wegen" (DARWIN) vorsichtig zu Werke geht.

Ueber die Abhängigkeit des Wachstums der tubicolen Anneliden vom Lichte haben wir schon S. 369 berichtet. Hier sei hervorgehoben, daß sie auch sehr empfindlich auf Beschattungsreize reagieren. Wenn eine Kolonie von *Branchiomma vesiculosum* sich mehr als einen Meter unter der Wasseroberfläche befindet, so ziehen sich die Tiere bei Bewegung einer Hand blitzschnell in die Röhren zurück. Befinden sie sich ausgestreckt im Dunklen, so antworten sie nicht auf plötzlichen Lichtzutritt. Sie sind also nur skioptisch und zwar auch nach Entfernung der Kiemenaugen. Der Sitz dieser Empfindlichkeit liegt wohl in den Kopfaugen. Damit stimmt überein, daß *Serpula contortuplicata*, welche nur Kopfaugen besitzt, nach Schatten- und Lichtreizen sich zusammenzieht. *Spirographis spallanzanii* reagiert nur manchmal auf Beschattung. Bei der frei im Schlamm lebenden *Arenicola grubii* ist der Kopf und das Schwanzende lichtempfindlich, und da Augen noch nicht gefunden worden sind, sitzt diese Fähigkeit wohl in der Haut,

5. Mollusken. Bei den Weichtieren spielt die Hautlichtempfindlichkeit eine große Rolle und zwar um so mehr, je weniger die Augen vorhanden oder ausgebildet sind. Es ist dies leicht verständlich, denn wenn sie mit Hilfe ihrer Augen das Herannahen von Feinden bemerken, brauchen sie sich nicht mehr durch eine Hautlichtempfindlichkeit zu schützen. Die meisten M u s c h e l n sind augenlos, aber trotzdem photoskioptisch, indem sie auf Licht- oder Schattenreize mit dem Einziehen der Siphonen oder dem Verschluß der Schalen antworten. *Capsa fragilis*, *Psammobia vespertina* und *Lima hians* sind besonders für Lichtreize, *Venus*-, *Cardium*-, *Unio*- und Austernarten besonders für Schattenreize empfänglich. Die erstere Gruppe lebt in der Tiefe des Sandes, die letztere an der Oberfläche desselben oder ganz frei, daher das entgegengesetzte Verhalten. Die *Venus*-Muschel zieht sich dabei durch eine Bewegung des Fußes in den Sand zurück. Die Empfindlichkeit ist manchmal außerordentlich groß trotz fehlender Augen: die Siphonen der Bohrmuschel (*Pholas dactylus*) werden z. B. schon durch den Schatten von Tabakwolken zur Verkürzung gebracht. Bei letzterer Art und bei *Psammobia* haben sich die blauen und violetten Strahlen als wirksamer erwiesen als die roten und gelben. Photopathische und phototaktische Ortsbewegungen sind bei Muscheln noch nicht beobachtet worden. Die hochentwickelten Mantelaugen von *Pecten* befähigen schon zum Formen-

sehen, denn das Tier streckt seine Tentakeln einem Gegenstand von seesternähnlicher Gestalt entgegen.

Der genau studierte *Chiton tuberculatus* (Bermudas, Westindien) hält sich als junges Tier unter den Steinen und an anderen dunklen Plätzen auf und ist daher negativ phototropisch. Die großen, bis 9 cm langen Individuen leben an den dem vollen Sonnenlichte ausgesetzten Regionen der Brandungszone, weil sie mehr Algennahrung nötig haben; sie sind daher positiv. Tiere mittlerer Größe verhalten sich gegen schwaches Licht positiv, gegen starkes negativ. AREY und CROZIER meinen, daß dieser Umschlag veranlaßt wird durch die Zerstörung der lichtempfindlichen Makrästheten durch Algen und andere die Schale zerfressende Organismen. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß diese Zerstörungen die eigentliche Ursache sind, sondern die phototropische Umkehr wird wohl, wie bei vielen Tieren (s. S. 415), durch die veränderten Lebensbedürfnisse der erwachsenen Individuen (mehr Nahrung, stärkerer Wellenschlag) bedingt sein. Bei den großen Chitonen der chilenischen Küste fand ich ebenfalls die alten Exemplare meist an den dem Licht und Wellenschlag exponierten Stellen, die jüngeren häufig mehr in Spalten, obwohl bei jenen die Schalen keineswegs immer sehr angefressen waren. Der Mantel von *Chiton tuberculatus* ist skioptisch und wird bei Beschattung oder bei plötzlicher Belichtung mit grellem Sonnenlicht der Unterlage angepreßt. Die Bauchseite ist ebenfalls skioptisch, denn ein auf dem Rücken liegender Chiton rollt sich nach Beschattung ein. Für Lichtzunahme ist die Art wenig empfindlich. Besonders interessant ist die Licht- und Schattenempfindlichkeit der Schalen, denn sie kann ihren Sitz wohl nur in den Makrästheten (s. S. 24) haben, wodurch es verständlich wird, daß diese merkwürdigen Sinnesorgane sich bei manchen tropischen Chitonen zu echten Linsenaugen entwickelt haben. Die Bedeutung dieser Sehorgane sehe ich darin, daß jugendliche oder von der Brandung abgerissene Individuen durch sie die Richtung nach oben finden. Die Schattenempfindlichkeit mag dadurch nützen, daß der Schatten der heranrollenden Welle das Tier zwingt, Mantel und Fuß der Unterlage fest anzupressen.

Die **Landpulmonaten** und *Cyclostoma* sehen sehr schlecht mit ihren Augen und lassen sich beim Kriechen hauptsächlich durch Tast- und Geruchsreize leiten. Große Objekte erregen einen Eindruck in ungefähr 1 cm Abstand, während die Form eines Gegenstandes erst in 1—2 mm unterschieden wird. Bewegungen werden noch schlechter wahrgenommen als ruhende Gegenstände. Die **Basommatophoren** scheinen mit ihren Augen weder Formen noch Bewegungen, sondern nur Lichtintensitäten zu sehen, denn sie bewegen sich bis zur Berührung aufeinander zu. Unsere *Helix*-Arten und *Limax agrestis* ziehen ihre Fühler ein, wenn plötzlich ein Schatten auf sie fällt, und zwar auch nach Entfernung der Augen. Sie sind also dermatoptisch. Freilich ist die Empfindlichkeit individuell sehr variabel, und sie gewöhnen sich auch rasch an Schattenreize, was in gleicher Weise für die Muscheln gilt. Viele Landschnecken zeigen bei Beschattung ein Aufbäumen des Vorderkörpers, *Helix variabilis* kann auch den Körper kontrahieren und zwar mit oder ohne Augen. Verdunkelt man die eine Hälfte eines Behälters mit einem schwarzen Tuch, während die andere von oben Tageslicht empfängt, so erweisen sich *Helix aspersa*, *Arion empiricorum*, unsere *Limax*- und *Planorbis*-Arten als photophob, während *Helix pomatia* und *nemoralis*, *Succinea putris* und *Limnaea stagnalis* das Licht



aufsuchen. Diese Unterschiede bleiben auch nach Entfernung der Augen, infolge der Hautempfindlichkeit, aber die Ansammlung auf der dunklen bzw. hellen Seite erfolgt dann langsamer. YUNG hält *Helix pomatia* auf Grund ähnlicher und anderer Versuche für völlig blind. Darin geht er sicherlich zu weit, obwohl die Tiere oft gegen Gegenstände anstoßen mit den Augenträgern. Besteht dieser aus Glas, so wird der Fühler stark eingezogen, bei Berührung eines sichtbaren Gegenstandes nur wenig. Das Auge unterstützt damit die Tastfunktion und unterscheidet hell und dunkel. *Limax* soll nach FRANDSEN nur bei starkem Licht negativ, bei schwachem Licht positiv reagieren. Es bleibt noch durch genauere Untersuchung festzustellen, inwieweit die Reaktionsweise der Landschnecken von der Wärme und der Feuchtigkeit beeinflußt wird. Die letztere wirkt auf Clausilien erheblich ein, denn sie sind in feuchter Umgebung indifferent gegen das Licht, in trockener lichtflüchtig. Die ihnen nahestehende *Balea perversa* sucht im allgemeinen das Licht auf, reagiert aber umgekehrt auf trockenem Boden. Da die Pulmonaten nur in feuchter Umgebung gedeihen können und diese hauptsächlich dort sich findet, wo wenig Licht herrscht, erweist sich diese Reaktionsweise als nützlich.

Von Oncidien, die im Seichtwasser des Meeres und in der Gezeitenzone leben und vielfach auf dem Rücken zahlreiche Kiemenbüschel und Augen (**436, 437**) besitzen, ist *Oncidium floridanum* untersucht worden. Die Art ist negativ phototropisch, was damit zusammenhängt, daß sie auf den Bermudas die Küstenfelsen bewohnt, und zwar leben immer eine Anzahl Individuen in einer Spalte oder Höhle des Gesteins mit häufig sehr engem Eingang, die sie bei Beginn der Ebbe verlassen, um außerhalb des „Nestes“ Algen abzuweiden, und in die sie regelmäßig bei Beginn der Flut wieder zurückwandern. Der Eingang ist meist dicht besetzt mit blauschwarzen *Modiolus*-Schalen. Merkwürdigerweise kriechen sie nur am Tage aus ihrer Höhle. Noch auffallender ist, daß sie ihr Nest wiederfinden, wenn sie $^1/_2$—1 m von ihm hingesetzt werden, und es dabei vermeiden, in ein fremdes Nest zu kriechen. CROZIER schließt daraus, daß irgendein Riechstoff sie bei der Rückkehr leitet, und daß die Mundlappen als Nase dienen, denn diese Fähigkeit verschwindet nach Entfernung derselben. Wenn das Nest zwei Ausgänge hat, wird zuweilen der eine beim Ausmarsch, der andere bei der Rückkehr benutzt. Die Art hat keine Rückenaugen, und das Tentakelauge scheint, wenn überhaupt, nur von einem rudimentären Nerven versorgt zu werden. Dafür ist die ganze schalenlose Rückenfläche des Mantels lichtempfindlich und zwar besonders der Vorderrand. Dagegen scheinen der Kopf mitsamt den Tentakeln und der Fuß nicht auf Lichtreize zu reagieren. Das vordere Körperende ist auch sehr empfindlich für Schattenreize und beantwortet sie sofort mit Einziehen der Fühler. Auf eine Lichtzunahme reagieren die Tiere nicht.

Unter den **Prosobranchiern** reagieren *Littorina obtusata* und *littorea*, *Nassa incrassata*, *Buccinum undatum* positiv phototaktisch. *Littorina rudis* bewegt sich im allgemeinen von einem hellen Schirm fort und auf einen schwarzen zu, vermutlich weil es auf dunklen Felsen lebt.

Unter den **Opisthobranchiern** ist *Chromodoris zebra* positiv und wird durch Licht zu lebhaftem Umherkriechen veranlaßt, eine Reaktion, welche sich auch nach Entfernung der kleinen Augen erhält. Die Kiemen werden im Dunkeln in der Regel eingezogen, aber schon das



Licht eines Streichholzes genügt zu ihrer Entfaltung; sie können auch durch Schattenreize etwas zur Kontraktion gebracht werden. Desgleichen ist für einige Aeolidier Schattenempfindlichkeit nachgewiesen. Von den augenlosen Dentalien ist bekannt, daß sie bei plötzlicher Belichtung den Fuß in die Schale zurückziehen. Die **Octopoden** sind auch nach Ausschaltung der Augen negativ photopathisch und sammeln sich nach einiger Zeit auf der verdunkelten Seite des Gefäßes an. Hierbei spielen wohl die Chromatophoren eine große Rolle, denn wenn *Eledone* und *Octopus* plötzlich dem Sonnenlichte ausgesetzt werden, so nehmen sie eine tiefbraune Färbung an und schwimmen lebhaft umher. Durch die Lichtwirkung werden die Muskeln der Chromatophoren (vgl. I, 82, S. 98) kontrahiert, und das Pigment breitet sich aus, während im Dunklen sich die Zelle infolge ihrer Elastizität zusammenzieht. Sogar abgeschnittene Arme verhalten sich ebenso, kriechen unter Bräunung umher und kommen erst im Schatten zur Ruhe. Sie verlieren aber diese Fähigkeit nach Entfernung der Saugnäpfe, so daß diese den Reflex der Hautfärbung auslösen. Tiere ohne Arme und Säugnäpfe bleiben andauernd farblos. Die Farbenänderungen beruhen also wahrscheinlich auf einem Hautreflex und nicht auf willkürlicher Schutzfärbung oder auf einem vom Auge vermittelten Reflex. Ganz sicher ist dieser Schluß nicht, weil möglicherweise die Entfernung der Arme oder Saugnäpfe das Nervensystem so erschüttert, daß aus diesem Grunde das Farbenspiel ausbleibt.

6. Sehr viele Beobachtungen beweisen, daß **Arthropoden** photopathisch oder phototaktisch reagieren. Infolge des Chitins treten aber dermatoptische Reaktionen sehr zurück hinter den durch die Augen vermittelten Lokomotionen.

a) Photopathische Bewegungen zeigt *Asellus communis,* indem die Tiere nach vorherigem Aufenthalt in diffusem Tageslicht bei künstlicher Horizontalbelichtung unruhig werden und sich nach $^1/_4$ Stunde und mehr überwiegend am dunklen Ende des Behälters ansammeln. Befanden sich die Tiere vorher im Dunkeln, so wandern sie auf die elektrische Glühbirne zu und nur bei sehr starkem Licht von ihr fort. Die weiße augenlose nordamerikanische Höhlenassel *Caecidotea stygia* erwies sich als viel unempfindlicher gegen horizontale Belichtung, denn erst nach 2—3 Stunden sammeln sie sich am dunklen Ende des Aquariums. Während jene Art schon auf 2,5 Kerzen in 1 m Abstand reagiert, geschieht dies bei der blinden erst bei 80 Kerzen. Bei Belichtung von oben verhalten sich beide Arten ähnlich. Wird gleichzeitig der Behälter von Wasser durchströmt, so erweist sich die Lichtreaktion stärker als die rheotaktische. — Die Amphipode *Amphithoe longimana* sammelt sich an der dunklen Seite des Behälters an. Gewisse Landamphipoden (*Talorchestia*- und *Orchestia*-Arten) bewegen sich immer auf das Licht zu; gelangen sie aber dabei zufällig in dunkle Plätze, so bleiben sie hier ruhig liegen. Die Dunkelheit hemmt also die Bewegungen. Die photopathischen Vertikalwanderungen der Planktontiere werden weiter unten behandelt werden (S. 418).



Unter den Tracheaten finden wir viele, welche, wie die Tagfalter, durch Licht zur Bewegung, durch Dunkelheit zur Ruhe veranlaßt werden oder die sich umgekehrt verhalten. Die Stabheuschrecken (*Dixippus*) sitzen z. B. bei Tage ruhig in ihrer mimicryartigen Ruhestellung mit kataleptisch starren Extremitäten, während sie bei Nacht umherkriechen und fressen. Auch nach Ausschaltung der Augen bleiben



diese Unterschiede erhalten, so daß die Haut trotz des Chitinmantels lichtempfindlich sein muß. Werden starre Stabheuschrecken aus dem hellen Tageslicht plötzlich ins Dunkle gebracht, so fangen sie nach 10—20 Minuten an sich zu bewegen. Werden sie umgekehrt vom Dunklen ans Licht gebracht, so hören die Bewegungen fast augenblicklich auf, sie gehen aber erst nach einiger Zeit (1—2 Stunden) in die Schutzstellung mit angelegten und nach vorn ausgestreckten Vorderbeinen über. Werden sie andauernd künstlich belichtet, so fressen sie zu jeder Zeit, nehmen aber nur selten die Schutzstellung ein. Auch das wandelnde Blatt, *Phyllium pulchrifolium,* nimmt bei Tage überwiegend eine starre Schutzstellung ein und frißt bei Nacht, doch habe ich auch Tiere bei Tage fressen sehen. Gewisse blinde Myriopoden (*Geophilus*) und Küchenschaben (*Blatta*), sowie Larven von *Tenebrio molitor,* deren Augen mit schwarzem Lack überzogen wurden, vermögen hell und dunkel zu unterscheiden, besitzen also eine Hautlichtempfindlichkeit.

b) Phototaxien bei Arthropoden. Schon TREMBLEY (1744) hat beobachtet, daß die „pucerons“ (Daphnien) sich auf der Lichtseite ansammeln und durch eine Kerze nach jeder Richtung hin locken lassen. Voraussetzung für diese positive Reaktion ist freilich, daß die Tiere schon vorher im Hellen waren. Im Dunkeln adaptierte Daphnien fliehen zuerst das Licht. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß die Daphnien auf das Licht zuwandern, auch wenn sie dabei in eine dunklere Region kommen. Wird die Daphnide *Simocephalus vetulus* in ein Gefäß mit abgestufter Beleuchtung gebracht, so sammeln sich die Tiere nach 2—3 Minuten am hellsten Ende. In demselben Maße, wie man die Lichtquelle weiter abrückt, wird die Reaktion ungenauer. Für die Daphnien ließ sich deutlich nachweisen, daß die Tiere um so schneller auf das Licht zuschwimmen, je stärker dasselbe ist, da eine Lichtzunahme eine Beschleunigung der Ruderschläge bewirkt, was eine mehr aufsteigende Bewegung zur Folge hat. Eine Strecke von 50 cm wurde in der ersten, vom Lichte weiter entfernten Hälfte in durchschnittlich 27 Sekunden, in der zweiten dem Lichte näheren Hälfte in 25 Sekunden durchschwommen. *Cypris virens* zeigt dieselben Erscheinungen, aber weniger deutlich. Diese Arten sind also photodynamisch. Daphnien sind so empfindlich, daß die kleinsten, dem menschlichen Auge noch eben wahrnehmbaren Helligkeitsunterschiede Aenderungen ihrer Schwimmbewegungen auslösen, und sie reagieren zuweilen so stark auf das Licht, daß sie sogar in eine HCl-Lösung hineinschwimmen, welche die Tiere in wenigen Sekunden tötet. Die Wasserflöhe gewöhnen sich aber bald an eine mittlere Lichtmenge. Sie verteilen sich dann gleichmäßig im Gefäß und reagieren häufig nicht auf einen hellen Lichtstrahl oder auf Schattenreize. Durch eine plötzliche Herabsetzung der Lichtintensität werden sie im allgemeinen positiv, durch eine Steigerung negativ phototaktisch; diese Bewegungsreflexe werden also durch Aenderung der Lichtintensität ausgelöst. In beiden Fällen tritt schließlich wieder Gewöhnung ein. Bei sehr starker Verminderung steigen sie nach oben an die Oberfläche, während sie absinken, wenn die Helligkeit zunimmt. Ueber Umkehr der Vorzeichen nach andern Reizen s. S. 416. Außerdem wirkt das konstante Licht auf die Körperstellung ein. Das Auge wird stets so eingestellt, daß sein Scheitel und damit auch der Rücken dem Lichte zugekehrt werden. Die 6 an seine Peripherie sich ansetzenden Muskeln sind dann gleichmäßig gespannt. Wird

das Tier durch das Deckglas festgehalten und die Lichtquelle verschoben, so folgt ihr das Auge nach Möglichkeit und läßt sich auf diese Weise leicht um 120—150° drehen. Aehnliche Augendrehungen lassen sich durch Intensitätsänderungen und durch farbiges Licht auslösen, wobei sie in Rotgelb anders ausfallen als in Blau. Das Auge reguliert nicht nur die Schnelligkeit und Richtung der Ortsbewegungen, sondern auch die Körperstellung: es ist ein photostatischer Apparat (Näheres hierüber bei Schilderung der Augen nach Woltereck), welcher bewirkt, daß die Tiere horizontal oder nur wenig ansteigend das Wasser abfischen, wobei die Körperfortsätze und Helme als Steuer dienen.

Süßwassercopepoden (*Cyclops*, *Diaptomus*) sind positiv phototropisch, und suchen die hellste Stelle auf, bei Verdunkelung lassen sie sich zum Boden sinken. Sind sie einige Minuten in der Dunkelkammer gewesen, so kann plötzliche grelle Beleuchtung sie negativ machen.

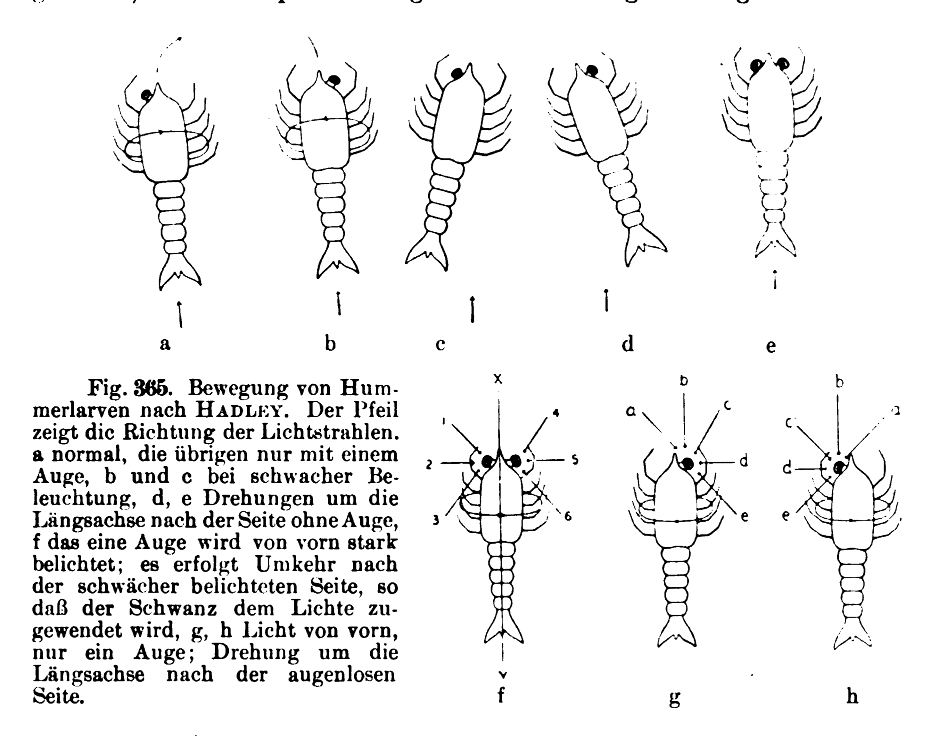


Fig. 365. Bewegung von Hummerlarven nach Hadley. Der Pfeil zeigt die Richtung der Lichtstrahlen. a normal, die übrigen nur mit einem Auge, b und c bei schwacher Beleuchtung, d, e Drehungen um die Längsachse nach der Seite ohne Auge, f das eine Auge wird von vorn stark belichtet; es erfolgt Umkehr nach der schwächer belichteten Seite, so daß der Schwanz dem Lichte zugewendet wird, g, h Licht von vorn, nur ein Auge; Drehung um die Längsachse nach der augenlosen Seite.

Die Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede ist trotz des einfachen Baues des Stirnauges kaum geringer als beim menschlichen Auge. Sie reagieren auch auf ultraviolette Strahlen, wohl in Anpassung an größere Wassertiefen (100 m und mehr).

Wasseramphipoden (*Gammarus*, *Amphithoe* etc.) erwiesen sich als negativ phototaktisch, gewisse Landformen (*Talorchestia*- und *Orchestia*-Arten) und der marine *Podocerus falcatus* als positiv. Wird ein Auge durch einen schwarzen Ueberzug ausgeschaltet, so werden Kreisbewegungen ausgeführt, wobei die positiven Arten mit dem normalen Auge gegen das Zentrum des Kreises sehen, während die negativen sich umgekehrt bewegen. Die decapoden Krebse scheinen als Larven und als Jungtiere überwiegend positiv phototaktisch zu sein, und viele



von ihnen zeigen die Abhängigkeit ihrer Bewegungen besonders deutlich. Die drei jüngsten Larvenstadien von *Homarus americanus* schwimmen, wie die Mysiden, mit Hilfe der Exopoditen der Thoracalbeine und stellen sich parallel zu den Lichtstrahlen, mit dem Kopfe vom Lichte abgewandt (**365** a—e). Ebenso verhalten sich die Larven von *Palaemonetes*. Die Hummerlarven schwimmen rückwärts auf das Licht zu unter Drehungen um die Längsachse und verschiedenen Zuckungen. Werden sie von unten beleuchtet, so suchen sie die hellste Stelle auf. Sie sind also positiv. Im vierten und fünften Larvenstadium werden sie negativ phototaktisch und orientieren sich nicht mehr so genau zum Lichte. Wird das eine Auge auf den jüngsten Stadien entfernt, so stellt sich die Larve bei schwacher Beleuchtung schräg (**365** b und c) und vollführt bei stärkerer rasche Drehungen um die Längsachse, deren Richtung aus **365** d und e zu ersehen ist. Sie beschreiben daher häufig einen Bogen nach vorn nach der augenlosen Seite zu. Es geht hieraus hervor, daß die Exopoditen der Thoracalbeine der verletzten Seite sich schwächer bewegen als die der normalen. Wird eine normale Larve der ersten drei Stadien von vorn und von links beleuchtet (f), so schwimmt sie nach rechts, bis der Körper parallel den Strahlen und der Kopf vom Lichte abgewendet ist, unter gleichzeitigen Drehungen um die Längsachse nach der unbelichteten Seite; umgekehrt, wenn das rechte Auge stärker beleuchtet wird als das linke. Die Exopoditen der stärker beleuchteten Seite arbeiten stärker als die der anderen und führen dazu, daß das Tier sich schließlich mit dem Schwanz gegen das Licht einstellt. Ist nur ein Auge vorhanden (g, h), so erfolgt immer die Drehung um die Längsachse nach der verletzten Seite zu, wobei es vorkommen kann, daß vorübergehend das Licht gerade von vorn (der Pfeil *b* und *b'*) auf das Tier fällt, was im normalen Zustand stets vermieden wird. Werden beide Augen geblendet, so bewegen sich die Tiere weniger, und das Licht übt keinen phototaktischen Einfluß mehr aus. Eine Hautlichtempfindlichkeit ist also nicht vorhanden. Diese Versuche beweisen, daß die Schwimmbeine der Hummerlarven in ihrer Arbeitsenergie abhängen von den Lichtreizen: wird das eine Auge stärker gereizt, so steigert sich die Muskeltätigkeit der Schwimmbeine derselben Seite. — Die Mysiden verhalten sich ganz ähnlich: Reizung eines Auges durch Belichtung oder Beschattung hemmt die Muskeln der gegenüberliegenden Seite und verstärkt dadurch die derselben Seite. Starker Lichteinfall von oben treibt sie in die Tiefe. Sind sie an eine bestimmte Lichtmenge adaptiert, so bleiben sie gern in dieser und vermeiden den Uebertritt in eine hellere oder dunklere Zone. Bei den Bewegungen spielt die Farbe des Untergrundes eine große Rolle. *Macromysis inermis* und *flexuosa* sind negativ phototropisch auf weißem, positiv auf schwarzem Boden. Bei *Palaemon* zeigt sich etwas Aehnliches. *P. squilla* und *serratus* sind adult Bodentiere und lieben pflanzenbewachsenen schattigen Untergrund; daher verhalten sie sich wie die *Macromysis*-Arten. Als Zoëen hingegen benehmen sie sich gerade umgekehrt: auf weißem Untergrund sind sie positiv, auf schwarzem negativ phototropisch. — Für eine positiv phototropische Krabbe (*Uca pugnax* „fiddler crab") und für junge *Carcinus maenas* von 1 cm Breite wird angegeben, daß sie sich seitwärts auf das Licht zu bewegen. Es ist dies nicht weiter auffallend, da Taschenkrebse häufig breiter als lang sind und sich dann mit Vorliebe in seitlicher Richtung bewegen, wobei ein Auge dem Licht zugekehrt, das andere abgewendet wird. Die



Larven der Krabben sind ebenfalls positiv und schwimmen mit dem Kopf oder mit dem Schwanz voran zum Lichte.

Die Pycnogoniden, welche gewöhnlich zu den Spinnentieren gestellt werden, reagieren nicht auf das Licht, solange sie sich zwischen Hydroidpolypen aufhalten und sich an diesen mit ihren langen Klammerbeinen festhalten. Befinden sie sich aber frei auf einer Unterlage, so sind sie ausgesprochen positiv phototaktisch. Dabei bewegen sie sich mit dem Kopf voran auf das Licht zu, wenn sie am Boden kriechen, während sie, wenn sie schwimmen oder halb kriechen und halb schwimmen, sich rückwärts der Lichtquelle nähern. Die Reaktion hört auf, wenn der kleine Augenhöcker an der Basis des Rückens entfernt wird, geht also von den Augen aus. Hierin liegt nach meiner Meinung der Schlüssel zum Verständnis jener Besonderheit: Die Tiere stellen sich so, daß das Licht direkt auf den Augenhöcker fällt. Wenn sie mit allen 4 Beinpaaren am Boden kriechen, so fällt das Licht auch bei einer Vorwärtsbewegung auf die Augen. Beim Schwimmen schlägt das erste Beinpaar am stärksten, und der Körper richtet sich daher vorn auf (**366** C) und steht schräg oder fast senkrecht zur Unterlage, wobei die Hinterbeine noch auf dieser ruhen können. In dieser Stellung wandert das Tier rückwärts auf das Licht zu, denn bei Vorwärtsbewegungen würden die Augen im Schatten liegen. Fällt das Licht von der Seite, so schlagen häufig die Beine der Schattenseite stärker als die der Lichtseite und kehren dem Lichte die volle Rückenseite zu: das Tier geht aus A in B über.

A a b
B a b
C c d

Fig. **366**. Körperstellung des Pycnogonids *Anoplodactylus* nach Cole. **A** und **B** von hinten, **C** von der Seite gesehen. Der Pfeil deutet den Lichteinfall an.

Phototaktische Bewegungen sind bei **Insekten** sehr häufig, und zwar sind die Imagines überwiegend positiv, weil sie gewohnt sind, bei Tage oder wenigstens in der Dämmerung umherzufliegen. Es ist allbekannt, daß die in einem Zimmer befindlichen Insekten (Fliegen, Tagschmetterlinge, *Chrysopa* u. a.) sich mit Vorliebe am Fenster ansammeln, und daß die verschiedensten Arten nachts durch das Licht angezogen werden. Um Straßenlaternen sammeln sich zuweilen die Ephemeriden in ungeheueren Schwärmen, und ähnliche Beobachtungen macht man gelegentlich an Leuchttürmen. Bei den Leuchtkäfern führt der Lichtreiz die Geschlechter zusammen. Praktisch verwertet wird dieser positive Phototropismus bei der Vertilgung schädlicher Eulen und Kleinschmetterlinge durch Fanglampen und bei der sogenannten „biologischen Bekämpfung" schädlicher Insekten durch ihre Parasiten (Ichneumoniden, Tachinen u. a.). Da diese oft winzig klein und in einem großen Zuchtkasten schwer zu finden sind, stecken die Amerikaner in die eine Wand desselben eine Anzahl horizontaler dem Lichte zugekehrter Glastuben, in denen sich die Parasiten sammeln. Will man eine Wohnung im Sommer frei von Fliegen halten, so muß man die Fenster schließen, ehe sie von der Sonne beschienen werden, weil

sie sonst die Fliegen anlocken. Auch die Larven der Insekten sind häufig positiv phototaktisch. So z. B. der Ameisenlöwe, die Larve von *Myrmeleon formicarius,* welche bei seitlich einfallendem Lichte zunächst einige Versuchsbewegungen macht und dann, da sie nur rückwärts laufen kann, mit dem Hinterende voran, auf das Licht zuwandert. Im diffusen Licht, bei Belichtung von oben und im Dunkeln läuft sie ganz unregelmäßig hin und her. In ihrem Trichter nimmt sie keine bestimmte Stellung zur Sonne ein, wie behauptet worden ist.

Als charakteristische Erscheinung zeigt sich, daß die Insekten sehr oft nur zu einer bestimmten Tageszeit oder in einem bestimmten Alter ausgesprochen positiv oder negativ sind, auf anderen Stadien sich aber indifferent oder umgekehrt verhalten. Nachtschmetterlinge sind nur nachts positiv phototropisch, während sie am Tage ruhig schlafen. Man kann sie aber nachmittags lange vor Eintritt der Dämmerung durch plötzliche Verminderung der Lichtintensität zum Schwärmen bringen, aber nicht vormittags. Eine vom Stoffwechsel abhängige „Stimmung" ist also hierzu erforderlich. Die Raupen des Goldafters, *Porthesia chrysorrhoea* sind sehr energisch positiv, wenn sie aus dem Gespinnst, in dem sie überwintern, hervorkriechen und noch keine Nahrung zu sich genommen haben. Sie kriechen dann, ohne negativ geotropisch zu sein, unermüdlich bis zur Spitze der Zweige, wo die jungen Blätter ihre erste Nahrung bilden. Füttert man sie, so werden sie indifferent, werden aber später, wenn sie wieder hungrig werden, wieder positiv phototropisch. Ganz junge Raupen suchen auch die Nahrung in einer dunklen Zone, wenn sie in der hellen keine finden. Der Hunger überwindet den Lichttrieb, aber der positive Phototropismus erhält sich bis zur Verpuppung. Frisch geschlüpfte Raupen sind sehr empfindlich für eine Verminderung der Lichtstärke; sie heben dann sofort den Vorderkörper in die Höhe und bewegen ihn, wie suchend, hin und her. Raupen werden auch durch ultraviolette Strahlen sehr angezogen, weil der dioptrische Apparat ihres Auges darin grünlich fluoresziert. Man kann sie in jede Farbe des Spektrums hineintreiben, wenn man aus den anderen Farben diese ultravioletten Strahlen durch ein vorgesetztes Schwerstflintglas eliminiert. Das schön dunkelblaue Blau-Uviolglas ist für Ultraviolett besonders durchlässig. Besteht die eine Hälfte der Wand des Behälters aus diesem Glase, die andere aus gewöhnlichem Glase, welches viele ultraviolette Strahlen verschluckt, so gehen alle Raupen vor das Uviolglas, also für unser Auge aus dem Hellen ins Dunkle. Die ganz jungen Larven von *Chironomus gregarius* sind ausgesprochen positiv; nach der ersten Häutung aber bildet sich im Blute diffus verteiltes Hämoglobin, wodurch das Sauerstoffbedürfnis sehr herabgesetzt wird. Sie werden dann negativ und sammeln sich im Schlamm an. Die mit ihrem Atemrohr an der Wasseroberfläche hängenden Larven von *Culex pipiens* und *nemorosus* zeigen sehr schön den Anpassungscharakter der Lichtbewegungen. Ihr Aufenthalt am Wasserspiegel scheint die Folge ihres Sauerstoffbedürfnisses, nicht eines positiven Phototropismus zu sein, denn bei Beschattung oder bei plötzlicher Lichtabnahme — es genügt eine Verminderung um $^1/_5$ — fliehen sie wie bei Erschütterung in die Tiefe, und werden sie hier plötzlich beleuchtet, so bewegen sie sich vom Lichte ab ins Dunkle. Durch diese beiden Reaktionen entziehen sie sich der Gefahr, von Feinden ergriffen oder am Boden leicht gesehen zu werden. Die geflügelten Ameisen sind zur Zeit des Hochzeitsflugs stark positiv, und zwar die Männchen



mehr als die Weibchen. Die Arbeiter sind es nicht zu jener Zeit oder nur sehr schwach. Bienen, welche frisch am Flugloch beim Verlassen eines Stockes gefangen werden, reagieren positiv; setzt man sie in einen rechteckigen Kasten, in den das Licht nur von links und von rechts fällt, und läßt durch verschieden helle reflektierende Schirme von beiden Seiten Licht hineinwerfen, so gehen sie sofort nach der hellsten Seite; ebenso bei farbigen Schirmen nach der helleren Farbe. Blattläuse zeigen dieselbe Erscheinung nur auf dem ungeflügelten Stadium. Die Maden von *Musca vomitoria* sind negativ, die ausgewachsenen Fliegen positiv. Die Larven des Mehlwurms und des Maikäfers und andere im Innern von Früchten, Holz oder Erde lebenden Jugendstadien meiden das Licht. Es ist nicht immer leicht festzustellen, ob bei diesen Bewegungen die Richtung der Lichtstrahlen oder ihre Intensität von Bedeutung ist. Hält man z. B. ein Glas mit Goldafterraupen so, daß das eine Ende dem Fenster zugekehrt und zugleich etwas beschattet wird, das andere aber von einem Sonnenstrahl getroffen wird (**367**), so wandern die positiven Raupen gegen das Fenster zu, obwohl sie dabei in die weniger beleuchtete Zone kommen. Loeb schloß hieraus, daß die Richtung der Lichtstrahlen orientierend auf die Körperstellung der Raupen wirkt. Erhard aber konnte zeigen, daß die Raupen ins Dunkle kriechen, weil ihnen die Wärme des von der Sonne bestrahlten Endes unangenehm ist, denn sie bleiben an diesem hellsten Punkt, wenn die Wärmestrahlen abgefangen werden. Es liegt also Photopathie, nicht Phototaxie vor. Nach Parker spielt bei manchen Insekten auch die Größe der beleuchteten Fläche eine Rolle, denn wenn man *Vanessa antiopa* in ein Zimmer zwischen einer Glühbirne und einem Fenster an einer Stelle, die von beiden Lichtquellen gleich viel Licht empfängt, fliegen läßt, so bewegt sich der Schmetterling stets dem Fenster zu. Darin liegt vielleicht die Erklärung der Tatsache, daß die Insekten am Tage nicht gegen die Sonne und nachts nicht gegen den Mond fliegen, da die beleuchteten Flächen der Umgebung dem Tiere stets viel größer erscheinen als das Gestirn, welches von ihnen nur als ein heller Punkt gesehen wird. Außerdem kommen sie beim Flug gegen die Sonne nicht in ein helleres Gebiet und merken bald, daß in der höheren Luftschicht nichts zu holen ist. Bei jenen Zimmerversuchen könnte freilich auch der Umstand mitwirken, daß das Tier zunächst sich der an ultravioletten Strahlen reicheren Lichtart, also dem Sonnenlicht zuwendet, denn nach Hess sind Raupen, wie erwähnt, für diese Strahlen sehr

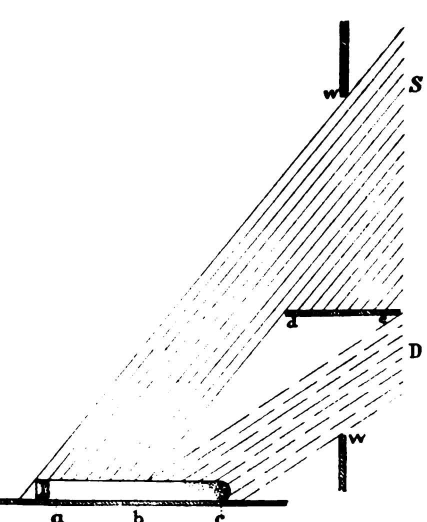


Fig. 367. Loebscher Versuch zum Beweise der Phototaxie von Raupen; derselbe ist aber nicht beweisend, denn in Wirklichkeit kriechen die Tiere nicht gegen das Fenster *WW*, weil das Licht von hier einfällt, sondern sie bewegen sich gegen das beschattete Ende *c*, weil sie bei *a* durch die Sonnenstrahlen *S* zu sehr erwärmt werden.

empfindlich. Die Raupen gehen immer dahin, wo möglichst viele dieser Strahlen sind, und schon eine vorgehaltene gewöhnliche Glasscheibe ist von Einfluß, weil sie die kurzwelligen Strahlen dieser Art zurückhält. Entsprechende Versuche mit zwei gleich hellen, aber verschieden großen, künstlich erleuchteten Flächen zeigten, daß außer *Vanessa antiopa* auch *Ranatra fusca* und 2 Frösche (*Acris gryllus, Rana clamata*) sich fast immer der größeren Fläche zuwandten, während Regenwürmer, Landschnecken, *Bipalium, Periplaneta, Tenebrio*-Larven sich ebenso oft nach der einen, wie nach der anderen Seite wandten, also auf die verschiedenen Größen des Lichtfeldes nicht reagierten (COLE). Jene Reaktion ist nicht verwunderlich, denn auch uns Menschen erscheint von zwei gleich hellen, aber sehr verschieden großen Flächen die größere als die hellere.

Die Abhängigkeit der Bewegungen von den Augen geht daraus sehr deutlich hervor, daß die daraufhin untersuchten Insekten Kreisbewegungen ausführen, wenn das eine Auge abgedeckt wird. Das normale Auge sieht dabei nach dem Zentrum des Kreises (**372**). Gewisse Arten (*Ranatra, Drosophila, Calliphora*) gewöhnen sich aber schließlich an die Einäugigkeit und gehen dann ziemlich gerade auf das Licht zu.

c) Lichtkompaßbewegungen. Unter dieser Bezeichnung verstehen wir nach SANTSCHI die Tatsache, daß viele Insekten und andere Tiere sich in verschiedenster Richtung zum Lichte bewegen können, die einmal gewählte Lage zum Lichtstrahl aber eine Zeitlang beizubehalten suchen. Der von der Hauptachse des Körpers und der Richtung des Lichtes gebildete Winkel bleibt also derselbe, wodurch das Tier befähigt wird, in gerader Linie sich zu bewegen, was ihm vielfach von Nutzen ist. Kriecht z. B. eine Ameise vom Nest in der Weise, daß ihre linke Seite von der Sonne beschienen wird, so macht sie bei der Umkehr eine solche Drehung, daß die rechte Seite dem Lichte dargeboten wird, und findet so den Weg zum Nest zurück. Das beweist, nebenbei gesagt, daß das Tier seine beiden Körperseiten unterscheiden kann. Ebenso ist die geradlinige Bewegung im allgemeinen von großem Vorteil bei der Suche nach günstigen Lokalitäten, nach Nahrung u. dgl. Stülpt man über eine zum Nest zurückkehrende Ameise einen oben geöffneten Kessel, um die Lichtorientierung auszuschließen, so verliert sie sofort die Richtung. Wirft man mit Hilfe eines Spiegels das Bild der Sonne auf die gegenüberliegende Seite, so dreht die Ameise sofort um. Hebt man die heimkehrende Ameise auf und setzt sie hinter dem Nest nieder, so wandert sie vom Nest weg. v. BUDDENBROCK hat gezeigt, daß Schnecken, Raupen, Marienkäfer, *Julus, Oniscus* u. a. sich bei hellem Sonnenlicht ebenso verhalten. Sie bewegen sich dann im allgemeinen geradlinig, während sie im Dunkeln auf einer berußten Platte ganz unregelmäßig und vielfach in Kreisen und Spiralen (**368**) laufen. Auch vom Menschen ist es bekannt, daß er sich in der Nacht, wenn er verirrt ist, häufig im Kreise umherbewegt, weil das eine Bein stärker arbeitet als das andere. Läßt man die Strahlen einer künstlichen Lichtquelle auf die linke Seite einer kriechenden Raupe fallen, und setzt plötzlich das Licht auf die rechte Seite, so macht sie eine Drehung und kriecht in umgekehrter Richtung weiter. Dieses Verhalten hat jedoch etwas Willkürliches. Ist die Ameise oder Raupe eine Strecke in einer Richtung gekrochen, so bewegt sie sich plötzlich in einer anderen. Die Lichtkompaßbewegungen unterscheiden sich also dadurch



von den Phototaxien, daß sie nicht in der Richtung des Lichtstrahls, sondern unter Beibehaltung eines bestimmten Winkels zu ihm verlaufen und daß ihre Richtung spontan, aus inneren unbekannten Gründen verändert werden kann. Das Fliegen der Nachtinsekten zum Licht wird als ein besonderer Fall der Kompaßbewegungen angesehen. Sie fliegen dabei vielfach in das Licht hinein oder im Kreise um dasselbe herum oder plötzlich wieder in die Dunkelheit hinein. Das erstere muß eintreten (**369**), wenn die Bewegungen stets denselben Winkel α mit den Strahlen des Lichtes bilden. Nur wenn derselbe $= 90^{\circ}$ ist, wird ein Kreis um das Licht beschrieben. Bewegt sich das Tier spiralig vom Licht weg, so muß es in die dunkle Zone geraten. Der Flug in die Flamme ist natürlich nicht als eine Anpassung, sondern als Instinktirrung anzusehen, wie alle Instinkte unter ungewöhnlichen Verhältnissen zu einer Unzweckmäßigkeit führen können, denn sie sind angepaßt an normale Zustände.

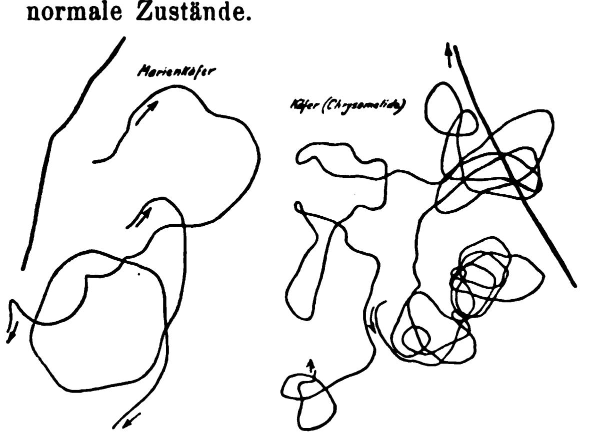


Fig. 368.

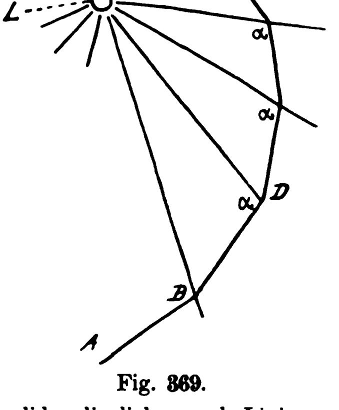


Fig. 369.

Fig. 368. Bewegung einer Coccinellide und Chrysomelide: die dicke gerade Linie zeigt den Weg im hellen Sonnenschein, die krumme Linie den Weg im Dunkeln. Nach v. Buddenbrock.

Fig. 369. Lichtkompaßbewegung eines Insekts in die Flamme, nach v. Buddenbrock.

Ob Lichtkompaßbewegungen wirklich existieren, erscheint mir trotz obiger Angaben noch sehr zweifelhaft, da kaum anzunehmen ist, daß die oben erwähnten Tiere das Gefühl für die Größe eines bestimmten Lichtwinkels haben. Es ist in keiner Weise bewiesen, daß der im sausenden Fluge ein Licht umschwärmende Nachtfalter wirklich einen bestimmten Winkel (**369**α) einhält, und dieser dürfte sich auch schwer feststellen lassen. Wenn nach v. Buddenbrock diese Bewegungsart „bei freilebenden Tieren die Bedeutung hat, denselben einen geradlinigen Lauf zu ermöglichen“, so wäre sie überflüssig, denn jedes bilaterale Geschöpf bewegt sich geradlinig, weil die Muskeln beider Seiten normalerweise gleich arbeiten und dadurch eine Vorliebe zur Beharrung in der eingeschlagenen Richtung bedingen. Auch im Dunkeln befindliche oder geblendete Tiere laufen oft eine Strecke weit geradeaus, ein Zeichen, daß eine Tonuseinwirkung hierzu unnötig ist. Erst durch Reize irgendwelcher Art entstehen die Abweichungen von der

Geraden. Die Zickzackbewegungen im Dunkeln (368) sind Suchbewegungen als Ausdruck abnormer Verhältnisse, wobei der ungewohnte Untergrund (berußte Fläche) die Wirkung der Dunkelheit verstärkt haben mag. Die häufigen spontanen Aenderungen der Bewegungsrichtung sprechen nicht für eine Lichtwinkelempfindung. Wenn eine Ameise oder Raupe die eingeschlagene Marschrichtung, die sie an den Licht- oder Wärmeverhältnissen erkennt, beizubehalten sucht und sich umdreht, wenn das Licht die andere Körperseite plötzlich bestrahlt, so sehe ich darin die Wirkung jenes Beharrungstriebes, aber nicht diejenige eines Winkelgefühls, weil dieses ein geometrisches Verständnis voraussetzt. Der Flug zur Flamme erfolgt fast immer so unregelmäßig, daß er sich aus positiver Phototaxie, Ueberreizung und Fluchtbewegung genügend erklärt.

d) Licht und Ruhekörperhaltung. Bei einigen Arthropoden übt das Licht einen Zwang auf die Körperhaltung in der Ruhe aus. Die ausgewachsenen Wasserstabwanzen (*Ranatra*) biegen, wie aus 370 ersichtlich ist, den Körper dem Lichte entgegen. Wenn sie sich bewegen, wandern sie auf das Licht zu; wenn sie eben aus dem Ei geschlüpft sind, reagieren sie noch kaum auf Licht, aber schon im Alter von einer Woche sammeln sie sich mit Vorliebe auf der Lichtseite des Gefäßes. Manche Tagschmetterlinge (Satyriden, Lycänen, Vanessen) stellen sich nach Radl, wenn die Sonne nachmittags tief am Horizont steht, mit dem Rücken gegen sie, so daß die geöffneten Flügel möglichst senkrecht bestrahlt werden. (Parker fand hingegen, daß *Vanessa antiopa* diese Stellung nur bei hellem Sonnenschein einnimmt.) Läßt man einen Schatten auf das Tier fallen, so werden die Flügel geschlossen, um bald wieder geöffnet zu werden. Die sitzende *Epinephele janira* mit geschlossenen Flügeln stellt sich fast immer mit der Seitenfläche gegen die Sonne, während sie mittags sich parallel zu den Strahlen orientiert. Es scheint als ob dieser Schmetterling bei schwachem Sonnenschein eine möglich große Fläche, bei starkem Sonnenschein eine möglichst kleine Fläche den Strahlen darbietet, und zwar benimmt er sich auch so, wenn die Sonne durch Wolken verdeckt ist. Die Libelle *Gomphus forcipatus* sah Radl sich nachmittags immer so auf den Boden setzen, daß der Kopf nach Süden gerichtet war und

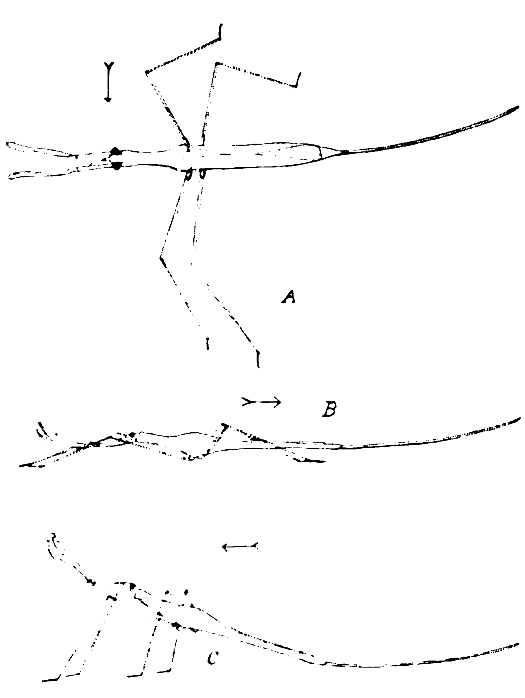


Fig. 370. Körperstellung von *Ranatra* bei Beleuchtung. A von der Seite, B von vorn, C von hinten. Nach Holmes.

die rechte Seite beschienen wurde. Im Tageslicht werden Stabheuschrecken und *Phyllium* mit Vorliebe bewegungslos, kataleptisch, und strecken dabei die Vorderbeine dicht am Körper vorbei gerade nach vorn in die Luft, wodurch die Aehnlichkeit mit Zweigen bzw. Blättern erhöht wird.

e) Lichtrücken- und Lichtbauchreflex. Bei einigen Wassertieren, namentlich Krebsen, übt das Licht einen Zwang auf die Körperhaltung aus, indem die Tiere entweder den Rücken oder die Bauchseite mit Hilfe der Augen dem Lichte zukehren. Photodorsal, wie wir kurz sagen wollen, sind z. B. die Daphnien, die Mysiden und viele marine Krebse ohne Statocysten (*Virbius, Hippolyte,* Larven von *Squilla,* Zoëen, *Phronima, Hyperia*), photoventral sind *Branchipus, Euphausia, Sapphirina* und die statocystenlose Decapode *Lysmata seticaudata.* Erstere schwimmen normalerweise mit dem Rücken, letztere mit dem Bauch nach oben. Alle diese Tiere nehmen die umgekehrte Lage ein, wenn sie von unten beleuchtet werden, indem sie sich entweder um die Längs- oder um die Querachse drehen. Die Mysiden haben im Schwanz eine Statocyste (**120, 121**), welche das Tier ebenfalls zwingt, den Rücken nach oben zu kehren. Dieser Zwang ist sogar stärker als der Lichtrückenreflex (v. BUDDENBROCK), und Mysiden und andere Krebse mit Statocysten schwimmen daher auch bei Belichtung von unten mit dem Rücken nach oben. Die Umkehrung tritt aber in diesem Falle sofort nach Entfernung der Statocysten ein. Die decapoden Krebse haben fast ausnahmslos eine Statocyste und schwimmen gewöhnlich mit Hilfe dieses Organs und der Augen mit dem Bauch nach unten. Ohne statische Organe und von unten belichtet schwimmen sie auf dem Rücken, auch wenn bloß ein Auge vorhanden ist, nur die nächtlich lebende *Lysmata* und der wenig schwimmende *Alpheus* entbehren des Lichtrückenreflexes. Ueber das Zusammenwirken des Lichtrückenreflexes mit statischen Reflexen vgl. S. 98. Die photoventrale Lage von *Branchipus grubii* hängt in erster Linie von dem unpaaren Ocellus, nicht von den Fazettenaugen ab. Werden die letzteren entfernt, so ist die Reaktion bei Belichtung von unten noch sehr deutlich, und die Tiere schwimmen dabei — vermutlich weil der Tonus der Rückenmuskeln durch die Amputation jener Augen verändert wird — in senkrechten Kreisen und mit dem gekrümmten Rücken dem Zentrum des Kreises zugewandt, so daß sie unten mit dem Bauch nach unten, oben mit dem Bauch nach oben orientiert sind. Nur mit den Fazettenaugen, aber ohne das Stirnauge, ist die Reaktion sehr schwach. Unter den Tracheaten haben sich der Wasserkäfer *Agabus bipustulosus* und Larven von Wasserkäfern, Libellen, Ephemeriden als photodorsal erwiesen.

7. Die kaulquappenartigen Larven der stockbildenden **Ascidie** *Amaroucium* haben an der Schwanzbasis ein laterales Auge. Wenn sie aus den Kolonien treten, sind sie zuerst für kurze Zeit photopositiv, werden aber bald negativ und bleiben so bis zur Festsetzung und Metamorphose. Plötzliche Verdunklung bewirkt eine Aenderung der Bewegungsrichtung, also eine Fluchtbewegung, wobei positive Tiere zur abocularen, negative zu ocularen Seite sich wenden. Sie sind so empfindlich, daß schon rasche Handbewegungen vor dem Mikroskop Schwanzbewegungen hervorrufen, die demnach skioptisch ausgelöst werden. Beim Schwimmen dreht sich die Larve beständig um die Längsachse, und wenn sie dabei asymmetrisch vom Licht getroffen wird, so muß das Auge alternierend im Hellen und im Dunkeln



sein. Das bewirkt die Einstellung in die Lichtrichtung, und diese wird beibehalten auch ohne weitere Reizung des Auges.

8. Vertebrata. Unter den Wirbeltieren finden sich viele Arten, welche eine ausgesprochene Vorliebe für eine bestimmte positive oder negative Lichtintensität haben. Wenn dabei auch meistens das Auge das entscheidende Organ ist, so sind doch unter den Fischen und Amphibien einige Fälle von Hautlichtempfindlichkeit bekannt. Der *Amphioxus* sammelt sich immer in der dunkelsten Ecke des Gefäßes, ist also negativ photopathisch. Belichtung des Vorderendes treibt ihn rückwärts, die des Hinterendes nach vorn. Man hat ihm früher einen hohen Grad von Lichtempfindlichkeit zugeschrieben, weil die Tiere eines Aquariums, die im Dunkeln plötzlich belichtet werden, den Sand verlassen und in größter Aufregung umherschwimmen. Es hat sich aber herausgestellt, daß dies darauf beruht, daß einige wenige Tiere durch das Licht aufgescheucht werden, dann aber die übrigen berühren und den Aufruhr veranlassen. In Wirklichkeit ist der *Amphioxus* wenig lichtempfindlich und antwortet nur auf Zunahme der Lichtmenge. Hat er sich an das Tageslicht gewöhnt, so reagiert er oft überhaupt nicht auf einen Sonnenstrahl. Der große Pigmentfleck am Vorderrande des Gehirns und überhaupt die vorderen 3 Kopfsegmente sind unempfindlich. Das Licht wird wahrgenommen von den hinter dem Kopf in der ganzen Länge des Rückenmarks verteilten Ocellen (s. Kapitel Augen), und da diese im ersten Viertel und im hintersten Viertel desselben besonders zahlreich sind, so ist hier die Empfindlichkeit größer als in der mittleren Region. Am stärksten empfindlich ist das erste Medullarviertel. Die Haut als solche ist nicht lichtempfindlich.

Dagegen ist die Haut mancher Fische und Amphibien mit stark reduzierten Augen durch Licht sehr reizbar, so bei dem in amerikanischen Höhlen lebenden blinden Fisch *Amblyopsis spelaeus* (**75 g**). Werden Individuen dieser Art aus dem Dunkeln ins Helle gebracht, so werden sie unruhig und sammeln sich stets in viel größerer Individuenzahl in dem dunklen, als in dem hellen Teil des Aquariums. Junge Exemplare, bei denen das Auge noch als schwarzer Punkt dicht unter der Haut hindurchschimmert, sind empfindlicher als ausgewachsene, deren rudimentäres Auge von außen nicht mehr sichtbar ist. Diese höhere Empfindlichkeit bleibt auch nach Entfernung der Augen, hat also mit diesen nichts zu tun, und zwar scheinen alle Regionen der Haut diese Eigenschaft zu besitzen. Ganz ähnlich verhalten sich *Ammocoetes*-Larven von 7 cm Länge, welche ja hinsichtlich der stark rückgebildeten, tief unter der Haut liegenden Augen auf derselben Stufe stehen wie jene Höhlenfische. Ihre Haut ist lichtempfindlich vermutlich durch die freien Nervenendigungen, und zwar am Schwanze mehr als weiter nach vorn, einschließlich der Region des Augenflecks. Wirft man Sonnenstrahlen auf das ruhende Tier, so schwimmt es fort, und zwar besonders wenn der Schwanz getroffen wird. Sogar an einem enthaupteten Tiere läßt sich diese Schwanzempfindlichkeit feststellen. Da die Tiere sich mit dem Kopf voran in den Sand einbohren, so ist diese Eigentümlichkeit begreiflich. Werden sie im Dunkeln plötzlich belichtet, so schrecken sie auf und verkriechen sich in der dunkelsten Ecke. Die Tiere sind photodynamisch, d. h. die Schnelligkeit der Bewegung hängt von der Lichtintensität ab: in der Nähe des Lichts bewegen sie sich schneller von ihm fort als in einiger Entfernung. Dies gilt auch für Individuen mit durchschnittenen Optici, was nicht aus-

schließt, daß unter normalen Verhältnissen die Augen die Lichtempfindlichkeit unterstützen. Die Knochenfische sind als Larven und im ausgewachsenen Zustand im allgemeinen keinen optischen Zwangsbewegungen unterworfen; nur bei den Fluchtreflexen läßt sich eine solche häufig feststellen. Pelagisch lebende junge Fische oder solche, welche sich zwischen Algen aufhalten, flüchten dem Lichte, d. h. dem offenen Wasser zu, während aufgeschreckte Bodenfische sich nach der dunklen Seite begeben, so z. B. *Amiurus nebulosus,* welcher sich dabei so in den Schatten legt, daß der Kopf dem Lichte zugekehrt ist. Manche Fischarten verhalten sich als pelagische Jugendformen positiv, als benthonische Altersform negativ. Junge Aale gehen z. B. auf ein Licht zu, alte meiden es. Man benutzt diese Eigenschaft zum Fange der Aale, welche zum Laichen durch die Belte und den Sund ziehen, indem elektrische Lampen zwischen die Netze gehängt werden, um sie in diese hineinzutreiben.

Unter den **Amphibien** ist die Reizbarkeit der Haut durch Lichtstrahlen für *Proteus, Triton* und *Rana* nachgewiesen worden. Beim Frosch ist die Haut für das ganze Spektrum empfindlich. Eine direkte Bestrahlung der bloßgelegten Teile des Nervensystems bleibt ohne Wirkung. GRABER beobachtete, daß junge *Triton cristatus,* deren Kopf nach Entfernung der Augen mit schwarzem Wachs umhüllt wurde, sich mit Vorliebe im Dunkeln ansammelten. Eine ausgesprochene Phototaxis fehlt den Fröschen, die Angaben lauten daher sehr widersprechend. Während die deutschen *Rana*-Arten in der Mehrzahl der Individuen die dunkle Ecke des Käfigs aufsuchen und das rote Licht dem grünen oder blauen vorziehen, verhalten sich die amerikanischen *R. virescens, pipiens* und *clamata* umgekehrt. Eine Vorliebe für das Licht spricht sich darin aus, daß nach WERNER die braunen *Rana*-Arten und *Bufo vulgaris* nur bei Sonnenschein sich paaren. Die Kaulquappen der Frösche sind im allgemeinen indifferent gegen Lichtreize, nur wenn sie auf kleinen Raum dicht zusammengedrängt werden, verhalten sie sich häufig positiv (**364**). Die Larven des Höhlensalamanders *Spelerpes maculicaudus* und von *Necturus maculatus* sind negativ, diejenigen von *Amblystoma punctatum* positiv; letztere auch nach Entfernung der Augen. Im ausgewachsenen Zustande ist letztere Art negativ. Bei den Amnioten kann man nicht mehr von Zwangsbewegungen, die durch das Licht ausgelöst werden, sprechen. Sie beherrschen mit ihren Augen so sehr ihre Umgebung, daß sie sich unbekümmert um die Lichtverhältnisse bald nach dieser, bald nach jener Richtung hinwenden. Nur bei den Fluchtbewegungen bewegen sich viele Arten instinktiv ins Dunkele. Unter den Reptilien sind viele Arten sehr wärmebedürftig und kommen daher bei Sonnenschein aus ihren Verstecken hervor.

III. Eine Umkehr der phototropischen Reaktionen

läßt sich bei vielen Tieren durch künstliche Reizung (Chemikalien, Temperatur, Erschütterung u. a.) erzielen oder in Anpassung an wechselnde äußere oder innere Verhältnisse beobachten. Z. B. werden der negative *Gammarus pulex* und andere Amphipoden positiv durch Zusatz von Kohlen-, Salz-, Oxal-, Essig- und andere Säuren. Dasselbe gilt für die negativen Ephemeridenlarven, auf die auch Spuren von JKa, KCl, Alkohol, zuweilen auch von Alkalien in demselben Sinne wirken. Ein positiver *Diaptomus* kann durch Strychnin negativ gemacht



werden; ein indifferenter wird durch Coffein positiv, und darauf durch Atropin (nicht durch Strychnin) negativ. *Gammarus mucronatus* ist negativ, wird aber durch Erhöhung der Wassertemperatur positiv. Die *Orchestia*-Asseln sind positiv und werden durch Erhöhung der Temperatur noch ausgeprägter positiv, während Herabsetzung der Temperatur sie negativ macht. Verdünnt man das Seewasser, so schwimmen die oben geschilderten *Palaemonetes*-Larven in der Mehrzahl der Individuen vom Lichte weg, ohne aber ihre Körperrichtung zu ändern, das Kopfende bleibt also vom Lichte abgekehrt. Die Nauplien von *Tanymastix lacunae* (Branchipodide) sind während der ersten 5 Tage ihres Lebens positiv, später indifferent. Werden sie nun irgendwie schwach gereizt, so kehren sie dem Lichte die Bauchseite zu und schwimmen bei stärkerer Reizung auf dieses zu. Positive Nauplien von *Balanus perforatus* werden durch Temperaturzunahme negativ und negative noch mehr negativ; umgekehrt macht Temperaturabnahme die negativen Nauplien positiv. Sehr merkwürdig verhält sich die Ostracode *Cypridopsis vidua*. Das Tier ist an sich negativ phototaktisch, wird aber durch jede Berührung, Wassererschütterung oder sonstigen mechanischen Reiz positiv. Hält man ein Licht an das eine Ende eines länglichen Gefäßes und setzt das Tier mit einer Pipette in die Mitte desselben, so bewirkt der hierbei ausgeübte mechanische Reiz ein Wandern auf das Licht zu; sobald das Tier die Wand des Gefäßes erreicht hat, kehrt es um und wandert vom Licht ab, bis es auf die gegenüberliegende Wand stößt. Durch die Berührung mit dieser wird das Tier wieder positiv usf., bis Ermüdung eintritt. Befindet sich das Tier in der positiven oder in der negativen Phase, so kann man es durch Umstellung des Lichtes stets zur Umkehr zwingen. Sind die Individuen lange in direktem Sonnenlicht gewesen, so sind sie so negativ, daß sie durch Erschütterung sehr schwer positiv gemacht werden können. Daphnien gehen sehr leicht aus dem dunkeladaptierten Zustand, in dem sie negativ sind, in den helladaptierten über, wodurch sie positiv werden. Daher ihr oft so wechselvolles Verhalten. Die positive *Daphnia pulex* kann man zuweilen durch mehrfaches Aufziehen in einer Pipette oder durch Erhöhung der Wassertemperatur bis auf ca. 25° C negativ machen. Diese Art wird ferner negativ durch die ultravioletten Strahlen einer Quecksilberlampe. Diese negative Reaktion ist sehr ausgesprochen, läßt sich aber durch Zusatz von etwas CO^2 oder HCl in ihr Gegenteil umkehren. Werden Daphnien mehrere Tage im Dunkeln gehalten, so sind sie zunächst für $1-1\frac{1}{2}$ Stunden ausgesprochen negativ gegen diffuses Tageslicht. Darauf werden sie zuerst indifferent, dann allmählich positiv. Auch solche Tiere, die im Winter frisch gefangen und in Zimmertemperatur gebracht werden, sind meist zuerst negativ. Durch Zusatz von etwas Gelatine oder Quittenschleim werden solche negative Tiere in wenigen Sekunden ausgesprochen positiv. Plötzliche Verdunkelung oder plötzliche Steigerung der Lichtintensität macht positive oder indifferente Daphnien negativ, wenngleich nur für ganz kurze Zeit, während durch jede Aenderung der Viskosität des Wassers eine bleibende Umkehr hervorgerufen wird. Nur Weibchen mit Ephippien bleiben zuweilen trotz des Quittenschleims negativ. Diese Substanz und Gelatine wirken nicht als chemische Reizmittel, sondern durch Aenderung der inneren Reibung des Wassers, d. h. des Widerstandes gegen eine Verschiebung der Wasserteilchen.



Der Einfluß der Farben auf die Bewegung der Daphnien wird später geschildert werden. Er läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die rote Hälfte des Spektrums die Tiere positiv, die blaue sie negativ macht. Diese auf den ersten Blick wenig einheitlichen Reaktionen lassen sich aus der Biologie verstehen. Die *Daphnia pulex* liebt das Licht, weil sie an der Oberfläche der Gewässer kleine Algen und anderes Planktonmaterial findet. Wird das Licht zu grell, was in der Natur gleichbedeutend mit erhöhter Wassertemperatur zu sein pflegt, so werden sie negativ. Ferner veranlaßt fast jeder ungewohnte Reiz (Kälte, Quittenschleim, Erschütterung) eine Fluchtbewegung, also in den meisten Fällen eine Negativierung, nur bei zufällig negativen Tieren eine Positivierung. Bei *Leptodora hyalina* scheint der Hunger stärker die Bewegungen zu beeinflussen als das Licht; sie folgen den *Cyclops*-Schwärmen und werden daher in den großen Schweizer Seen fast nur nachts an der Oberfläche angetroffen, während sie in Teichen von geringer Tiefe im hellsten Sonnenschein ebendort in Massen vorkommen.

Hemmungen oder Umkehrungen der gewöhnlichen Phototropismen sind auch von den Insekten bekannt. Die Kleiderlaus (*Pediculus vestimenti*) ist im ausgehungerten Zustand, wenn sie 2—4 Tage lang kein Blut gesogen hat, positiv; ist sie aber vollgesogen oder wird sie beunruhigt, etwa durch Stoßen, Druck, Hitze, so wird sie negativ. Bei den verlausten Soldaten findet man die Tiere morgens viel weniger außen an den Kleidern sitzen als abends, denn sie haben sich während der Nacht vollgesogen und halten sich daher in den Falten der Kleider auf. An Leichen sitzen sie auf der Außenseite der Kleider, weil sie an diesen nicht saugen und daher hungerig werden. Sehr hungerige Tiere wandern so lange planlos umher, bis sie zufällig in die Nähe eines Menschen kommen und diesen riechen. Auch die Bettwanzen sind im allgemeinen lichtscheu. Sie sammeln sich an der dunkelsten Stelle oft in großen Scharen an. Das erste Tier hat z. B. den Schatten eines Nagels aufgesucht, das zweite legt sich in den Schatten des ersten, usf. Sind sie aber sehr hungerig, so kann man sie im hellsten Sonnenschein umherwandern sehen. Der Ohrwurm (*Forficula auricularia*) meidet das Licht; seine Neigung, sich in enge Spalten zu verkriechen, ist aber so groß, daß er sie, auch wenn sie belichtet sind, aufsucht. Die positive *Ranatra* kann durch Dunkelheit, Kälte und Kontaktreiz negativ gemacht werden. Bei dem positiven Ameisenlöwen ist der thigmotaktische Reiz stärker als der vom Licht ausgeübte; das Tier kriecht daher in einem Spalt unter Umständen vom Lichte fort. Die Raupen von *Hypochrita jacobaea* sollen auf schwarzem Grund positiv, auf weißem negativ sein. Sehr interessant sind die Versuche von SZYMANSKI, welcher die negativen Küchenschaben (*Blatta orientalis*, $1^1/_2$-jährige männliche Larven) dadurch vorübergehend positiv machte, daß er ihnen in der dunklen Ecke des Käfigs elektrische Schläge erteilte, so das sie ins Helle flüchteten. Nach einer Anzahl von Schlägen, welche je nach der individuellen Lernfähigkeit zwischen 16 und 118 schwankten, kehrten sie schon an der Grenze der dunklen Zone um, ohne sich einem Schlage ausgesetzt zu haben. Es war also eine Ideenassoziation der Begriffe Dunkel und Schlag entstanden, und diese wurde 1—4 Stunden gedächtnismäßig festgehalten. Auch das Wiedererlernen am neunten Tage ging schneller vor sich als die erste Erlernung, z. B. bei einem Tier nach 7 Schlägen statt beim ersten Mal nach 37.

IV. Vertikalwanderungen der Planktonten.

Wir besprechen an dieser Stelle die Vertikalwanderungen der Planktonten, weil sie zweifellos in erster Linie durch den Wechsel von Tag und Nacht ausgelöst werden. Die Nauplien von *Balanus* sind, wenn sie aus dem Dunkeln oder aus schwachem Licht an helles Tages- oder Sonnenlicht gebracht werden, zunächst positiv. Nach einigen Minuten fangen die ersten Individuen an negativ zu werden und im Laufe einer halben Stunde werden sie alle negativ. Bringt man sie wieder in schwächeres Licht, so werden sie wieder positiv. Sehr viele pelagische Tiere verhalten sich ebenso, und so erklären sich nach Loeb die täglichen Wanderungen der Planktontiere im Meer und im Süßwasser: das starke Licht macht sie negativ und treibt sie in die Tiefe, während das schwache Licht am Abend oder in der Nacht sie wieder nach oben zieht. Die Wanderung nach unten wird so lange anhalten, bis sie in eine Zone kommen, welche indifferent wirkt, d. h. die normale horizontale Schwimmbewegung auslöst. In dieser Zone bleiben sie so lange, bis das von oben einfallende Licht abnimmt und sie dadurch wieder positiv macht. Die Loebsche Annahme einer zweimaligen Aenderung des phototaktischen Vorzeichens im Laufe von 24 Stunden, welche über die Ursachen dieser Aenderung nichts aussagt, läßt sich wenigstens für die Cladoceren ersetzen durch die Auffassung, daß eine bestimmte optimale Lichtmenge eine horizontale Schwimmbewegung auslöst, während bei geringerer Lichtmenge die natürliche Aufwärtsbewegung durch den Ruderschlag der Antennen erfolgt. Diese muß das Tier an die Oberfläche des Wassers oder in seine Nähe bringen. Nachdem es hier eine Zeitlang sich aufgehalten hat, wird es durch die Zunahme des Tageslichts oder durch Reize der Oberfläche in die Tiefe getrieben. Wahrscheinlich spielt hierbei das Bedürfnis nach Ruhe, also Ermüdung infolge der Ruderarbeit die Hauptrolle, indem das Tier sich einfach durch seine Schwere bis zur optimalen Zone herabsinken läßt. Burckhardt fand, daß die Süßwasserbewohner im Hochsommer tiefer herabsinken als im Winter, weil die höher stehende Sonne das Licht bis in größere Tiefen vordringen läßt. Die Größe der Vertikalwanderung wechselt von Art zu Art je nach dem Lichtbedürfnis. Nach Ruttner steigen *Cyclops, Hyalodaphnia kahlbergensis, Bosmina coregoni* im Plönersee Ende Juli nur bis einen Meter herab, *Leptodora hyalina* bis 2 m, Calaniden bis 15 m. Chun schätzte die täglich durchlaufene Wasserschicht der marinen Planktontiere auf 30—50 m, sie ist aber häufig viel größer. So wandert *Calanus finmarchicus* in der San Diego-Bucht (Kalifornien) bis zu 400 Faden Tiefe und durchmißt dabei Temperaturen von 21—9° C. Diese Art liebt eine tiefe Dämmerung und hält sich daher von 6 Uhr morgens bis 6 Uhr abends in größerer Individuenzahl in 200 Faden auf, steigt dann zur Oberfläche, um noch während der Nacht wieder hinabzuwandern. Diese letzte Phase ist also wohl einfach eine Ermüdungserscheinung. Aehnliche Beobachtungen liegen von anderen Planktonten vor. Die meisten Cladoceren sind „Nachtwanderer“ d. h. sie halten sich nachts in den obersten Schichten, am Tage in der Tiefe auf. Nach Hofer finden sich im Bodensee nachts ungefähr 60mal so viel Organismen an der Oberfläche als am Tage. *Bosmina coregoni* und *Daphnia cucullata* sind „Dämmerungwanderer“, welche während der Abend- und Morgen-



dämmerung sich in großen Mengen an der Oberfläche ansammeln, die übrige Zeit mehr in der Tiefe leben.

Die täglichen Wanderungen lassen sich nicht direkt beobachten, sondern sie werden erschlossen aus der Tatsache, daß man nachts viel mehr Individuen fängt an der Oberfläche als am Tage. Dies könnte nach der Meinung einiger Forscher, darauf beruhen, daß Crustaceen und andere mit Augen versehene und rasch bewegliche Planktonten (Sagitten, Fischlarven) bei Tage das Netz sehen und ihm ausweichen. Einem Netz mit großem Durchmesser können aber diese kleinen Tiere nicht entfliehen, und trotzdem werden sie in bestimmten Zonen besonders zahlreich angetroffen. Diese Wanderungen kommen also sicherlich vor. Sie zeigen begreiflicherweise manche Besonderheiten je nach den Arten, dem Geschlecht, den Jahreszeiten und den örtlichen Verhältnissen, über die der Leser sich in STEUERS Planktonkunde S. 346, 375 orientieren mag. Das Phytoplankton, die Nauplien der Copepoden und die meisten Rädertiere vollführen in den Süßwasserseen keine Wanderungen. Aus allen bis jetzt vorliegenden Beobachtungen möchte ich schließen, daß die Vertikalwanderungen in erster Linie von der Lichtintensität abhängen, also photopathische Erscheinungen sind, und daß sie nur wenig von der Temperatur oder der Viskosität des Wassers beeinflußt werden. Daher finden sie auch unter dem Eise statt, wenn die Schneedecke einige Quadratmeter entfernt wird. Ueber die biologische Bedeutung dieser Wanderungen ist wenig bekannt. Nach BURCKHARDT sollen sie dazu dienen, die Planktonten der Seen aus dem Seichtwasser fernzuhalten, welches durch die Brandung, Temperaturschwankungen und gefräßige Tiere manche Gefahren aufweist. Da aber auch die Tiere der Hochsee wandern, sehe ich den Vorteil darin, daß das Wohngebiet vergrößert und die Möglichkeiten der Ernährung dadurch vervielfältigt werden.

Bezüglich der Wirkung des Spektralfarben auf Tiere vgl. das Kapitel über Farbensehen.

V. Allgemeine Ergebnisse über die Wirkungen des Lichts auf Organismen und Kritik der Phototropismenlehre.

1. Das Licht wirkt auf anorganische und lebende Körper in der verschiedensten Weise ein. Bei den ersteren ruft es physikalische und chemische Veränderungen hervor, die ohne Empfindungen verlaufen; bei den letzteren erregt es Empfindungen, welche die Lebenserscheinungen in der mannigfaltigsten Form beeinflussen. Dabei spielt sowohl die Intensität des Lichts, wie seine Zusammensetzung aus verschiedenen Farben eine Rolle. Die Lichtreaktionen der Organismen sind ganz überwiegend nützlich, also Anpassungen. Nur die ultravioletten Strahlen wirken auf die Gewebe der Tiere schädlich ein, so daß vielfach Pigment als Schutz gegen sie gebildet wird.

2. Die Pflanzen sind in weit höherem Maße vom Lichte abhängig als die Tiere. Nur sie benutzen das Licht zur Assimilation, indem sie seine Bewegungsenergie umsetzen in chemische Energie und aus H^2O, CO^2 und N-Verbindungen Eiweiß aufbauen. Ihr ganzer Stoffwechsel steht unter der Herrschaft des Lichts, während eine solche assimilatorische Beziehung in der Tierwelt, wie wir oben sahen, nur in ganz unbedeutendem Grade für das Blut der Säuger nachgewiesen ist. Auch die Färbung der Pflanzen wird durch das Licht bedingt. Die Land-



und Flachwasserpflanzen sehen grün aus, um die roten Strahlen des direkten Sonnenlichts durch das Blauchlorophyll und das diffuse Tageslicht durch das Gelbchlorophyll zu absorbieren. Ebenso sind die Blau-, Braun- und Rotalgen komplementär zu den in ihren Wohngebieten vorherrschenden Strahlen gefärbt, um diese besonders ausnützen zu können. Ferner ist das Wachstum und die Formbildung der Pflanzen in hohem Maße abhängig vom Licht. Abgesehen von einigen Ausnahmen ergrünen sie nur im Licht; die Blätter und Zweige zeigen eine deutliche Licht- und Schattenseite, und das Auftreten der Geschlechtsorgane und bestimmter Formen der Blätter und Blüten hängt vielfach von der Lichtintensität ab. Durch die sog. „Schlafbewegungen" (Photonastien) stellen sich viele Blätter und Blüten teils durch das Wachstum, teils durch Aenderungen des Turgors zum Lichte ein, wobei es nicht auf dessen Einfallsrichtung ankommt, während bei den phototropischen Bewegungen der Flagellaten und Schwärmsporen sowie der Keimlinge, Blüten und Zweige die Richtung der Lichtstrahlen von entscheidender Bedeutung ist. Das Wachstum und die Formbildung der Tiere sind zwar bei einigen sessilen Arten etwas abhängig vom Lichte, vollziehen sich aber im allgemeinen ganz unabhängig von ihm. So zeigt sich eine Uebereinstimmung beider Reiche nur darin, daß auch die Tiere sehr oft eine Licht- und eine Schattenseite besitzen und daß die phototropischen Erscheinungen bei ihnen weit verbreitet sind. Dafür besitzen die Tiere in den Augen „Sehorgane", welche sich weit über die dumpfe Lichtempfindung der Pflanze erheben, und in den Pigmenten stehen ihnen wichtige Hilfsmittel im Kampf ums Dasein zu Gebote. Die Ausnutzung des Lichts geschieht bei Pflanzen und Tieren in so verschiedener Weise, daß man jene Uebereinstimmungen nur als Konvergenzen deuten kann, wobei man von der Anschauung ausgehen mag, daß sie sich auf der Lichtempfindlichkeit des Protoplasmas als gemeinsamer Grundursache aufbauen. Die pigmentreiche Rückenseite eines Tieres, welche als Färbung wirkt und das Licht möglichst vom Eindringen in den Körper abhält, läßt sich in keiner Weise mit der Oberseite eines Blattes vergleichen, die gerade für das Eindringen der Strahlen eingerichtet ist. Bezüglich der tierischen Phototropismen stimme ich Erhard bei, der im Gegensatz zu Loeb sie nicht für identisch mit den pflanzlichen hält. Das geht schon daraus hervor, daß die Protozoen im allgemeinen nicht phototrop sind und dieses erst werden, wenn sie sekundär Algen oder gewisse Pigmente in sich aufnehmen. Bei den Metazoen werden die Phototropismen immer durch das Nervensystem vermittelt, indem Pigment auf die Hautnerven einwirkt oder indem das Auge die Bewegungen reguliert. Das Maximum der phototropischen Bewegungen liegt bei Tieren im Gelbgrün bis Grün, bei den meisten Pflanzen im Blau oder Violett. Es liegen also ganz andere Verhältnisse in beiden Reichen vor, und ich bin überzeugt, daß eine nähere Untersuchung dies auch für die Hydroidpolypen bestätigen wird.

3. In phylogenetischer Hinsicht lassen sich diese Gedanken in folgender Weise auswerten. Die ungeheuere Abhängigkeit der Pflanzen vom Licht läßt vermuten, daß bei der Entstehung der ersten Lebewesen, der I, S. 30 erwähnten Probien, neben hohen Temperaturen auch das Licht eine Rolle gespielt hat. Die Untersuchung des Stoffwechsels mariner autotropher Bakterien verspricht nach dieser Richtung wichtige Aufschlüsse. Die Entwicklung der chlorophyllhaltigen Flagellaten zu



chlorophyllosen Amöben wird eingetreten sein in Anpassung an das Leben im Schlamm und an anderen dunklen Wohnplätzen, wo tote organische Substanz, aber nur wenig Licht vorhanden war. So erklärt es sich, daß die meisten Protozoen sehr wenig oder gar nicht lichtempfindlich sind. Erst auf höherer Stufe hat die Tierwelt die Lichtempfindlichkeit neu erworben und dabei ganz andere Wege eingeschlagen als die Pflanzen. Die Phototropismen der Tiere sind wie die der Pflanzen Anpassungen, aber sie sind vielseitiger, denn sie dienen nicht nur dem Aufsuchen der Nahrung, sondern auch vielfach als Flucht- und Schreckbewegungen. Es hängt dies mit der freien Beweglichkeit zusammen, und daher finden wir ähnliche Erscheinungen auch bei den pflanzlichen Flagellaten und Schwärmsporen.

4. Die Ansichten gehen darüber auseinander, ob die Phototropismen der Tiere zwangsmäßig verlaufen, wie die gewöhnlichen Reflexe und die Kettenreflexe (Instinkte) oder ob das nicht zutrifft. Im letzteren Falle müßten sie abhängig sein von einer Fähigkeit, zu lernen, Erfahrungen zu sammeln oder zu überlegen, also von einem gewissen Grade von Verstand. Den Wirbeltieren fehlen Phototropismen, abgesehen von Jungfischen und Kaulquappen, und wo bei Gliederfüßlern (Bienen, Ameisen) solche höhere psychische Eigenschaften vorkommen, sind die Phototropismen wenig ausgeprägt. Schon diese Tatsache spricht dafür, daß solche Bewegungen zwangsmäßig sind. Es geht dies ferner daraus hervor, daß fast alle unter gleichen Verhältnissen lebenden Individuen einer Art sich gleich verhalten. Wenn einige Tiere sich zuweilen anders benehmen als die Mehrzahl, so erklärt sich dies aus individuellen Unterschieden. Sie werden bedingt durch die genetische Konstitution (Rassenunterschiede), durch Hunger, Ermüdung, Häutungen, Altersstadien, krankhafte Zustände und innere Verhältnisse; ferner durch äußere Faktoren (Temperatur, einseitige oder allseitige Belichtung, Lichtintensität u. a.), denen die Individuen in ungleichem Maße ausgesetzt waren und die die Reaktion umkehren oder modifizieren können. Man braucht demnach in solchen Fällen seine Zuflucht nicht zu „Stimmungen“, d. h. zu unkontrollierbaren psychischen Zuständen zu nehmen. Ebenso können wir hier absehen von den durch Erfahrung beeinflußbaren Reflexen (vgl. I, S. 380), da diese nur für höhere Tiere nachgewiesen sind. Ganz irrig ist die Auffassung, daß die Tropismen sehr labil sein müßten, weil der Nervenreiz über ein Gehirn oder ein anderes kompliziertes Zentrum geleitet wird, denn auch diese arbeiten maschinenmäßig. Durch Erfahrung wird der tropistische Reflex vielleicht in einzelnen Fällen verstärkt oder beeinflußt — wenn die Eidechse gelernt hat, daß die Sonnenstrahlen warm sind, wird sie um so lieber sich ihnen aussetzen —, die vielen Tropismen ganz junger Tiere beweisen aber, daß solches Lernen nicht nötig ist. Aus der Zwangsmäßigkeit erklärt es sich, daß die Tropismen zuweilen unter ungewohnten Verhältnissen schädlich ausfallen. So beobachtete ich, daß große Mengen der Wanze *Pentatoma rufipes* bei Zinnowitz an der Ostsee in die vom Sonnenlicht grell beschienenen Brandungswogen flogen und dabei zugrunde gingen. Der Flug nächtlicher Insekten in die Flamme und von Tagschmetterlingen gegen die Schneefelder der Alpen gehört ebenfalls hierher.

5. Die LOEBsche Phototropismenlehre ist im wesentlichen richtig, und die neuerdings vielfach gegen sie durch v. HESS, v. BUDDENBROCK, ALVERDES, ERHARD, MAST u. a. erhobenen Vorwürfe sind hinfällig, wenn man darunter „zwangsmäßige Orientierung gegen bzw.



zwangsmäßige Progressivbewegungen zu oder von einer Lichtquelle“ und die Auffassung versteht, daß die erste Einstellung in die Lichtrichtung durch eine Asymmetrie der Erregung, welche auf die Bewegungsmuskeln einwirkt, zustande kommt. Das Tier merkt, daß das eine Auge oder die eine lichtempfindliche Körperseite mehr beleuchtet wird als die andere, und es dreht sich dann so, daß es symmetrisch erregt wird. Es ist zuzugeben, daß LOEB in einigen Punkten zu weit gegangen ist. Ich wies schon darauf hin, daß der tierische und pflanzliche Phototropismus nicht identisch sind, wie LOEB meinte. Er faßt ferner einen Organismus zu grob-mechanisch als „chemische Maschine“ auf. Die Lichtreaktionen sind meist nicht einfache Reflexe, sondern Kettenreflexe (Instinkte), die auf dem zweckmäßigen Zusammenarbeiten vieler Muskeln auf Grund eines komplizierten Nervensystems beruhen. Aber auch diese komplizierte Maschinerie, welche den Phototropismen zugrunde liegt, arbeitet zwangsmäßig, und es spricht nichts dafür, daß

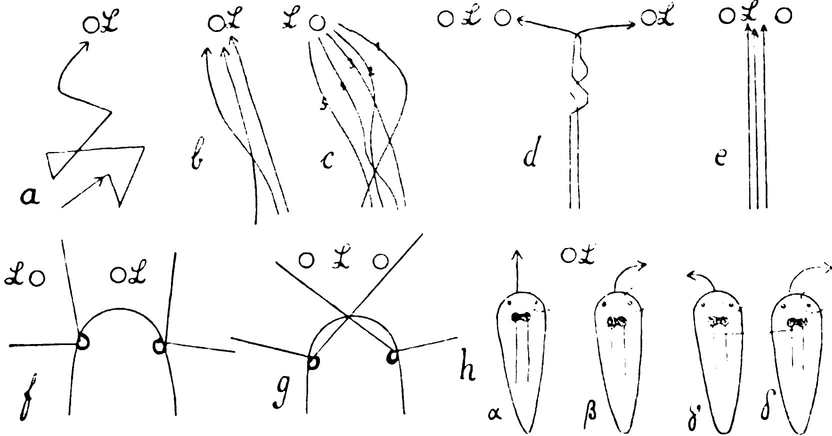


Fig. 371. Schemata zur Bewegung phototropischer Tiere. a photopathische Bewegung. b—g Phototaxien. b bei einem Licht, c—g bei zwei Lichtern. c Kriechspuren von 5 Individuen der Nemertine *Oerstedia dorsalis*. d Bewegung von *Daphnia*, Amphipode *Podocerus falcatus*, Zoëalarven. Beide Lichter werden zuerst als eins, später getrennt wahrgenommen. e Beide Lichter stehen so nahe, daß sie als eins erscheinen. f, g Augen mit verschiedenen Sehfeldern. h Planarien, denen ein Auge entfernt und bei γ, δ auch die Halsnerven der einen Seite durchscnitten wurden. In α kriecht das Tier gerade aus, weil das linke Auge kein Licht sieht; in β wendet es sich vom Licht ab; in γ und δ Flucht nach der nichtdurchschnittenen Seite. *L* Licht. b—e nach v. BUDDENBROCK, h nach Schilderung von ERHARD, sonst Orig.

höhere psychische Eigenschaften, die eine Verstandestätigkeit voraussetzen, bei ihnen mitwirken. Ganz vereinzelt mag dies der Fall sein, wie das oben erwähnte Beispiel der „bestraften“ Schaben nach SZYMANSKI dartut. LOEB hat irrtümlicherweise den adaptiven Charakter der Phototropismen bestritten, obwohl er in sehr vielen Fällen klar zutage tritt. Wenn man die Lebensweise eines niederen Tiers kennt, kann man meist seine Reaktionsweise voraussagen. Dunkelformen sind negativ, Lichtformen positiv. Bei Ueberreizung oder bei Gefahr tritt eine Umkehr in die gegenteilige Bewegung ein. Der Leser vergleiche die Erklärung zu 371 h. LOEB hat ferner unnötigerweise angenommen, daß die Beibehaltung der geradlinigen Fortbewegung von der Fortdauer der symmetrischen Erregung abhänge. Tiere mit nur einem Auge oder einer Statocyste bewegen sich aber sehr oft geradlinig, weil die Muskulatur

beider Körperseiten an ein symmetrisches Zusammenspiel gewöhnt ist, und weil die nichtverletzten Sinnesorgane kompensatorisch für das ausgeschaltete Organ eintreten. Für eine Uebertreibung der Tropismenlehre halte ich die LOEBsche Auffassung, daß die phototropischen Tiere andauernd in diesem Erregungszustande bleiben, wenn die Beleuchtung sich nicht ändert. Die Erfahrung lehrt, daß alle derartigen Geschöpfe nach einiger Zeit indifferent gegen das Licht werden, nachdem sie in die Zone optimaler Lichtfülle gelangt sind. Die Daphnien oder die jungen Raupen bewegen sich so lange nach oben, bis sie in diese Region gekommen sind. Dann fischen die ersteren horizontal das Wasser ab, und die letzteren nehmen bald diese, bald jene Stellung zum Lichte ein. Eine dauernde Parallelstellung zum Lichteinfall wäre höchst unpraktisch, denn dann müßten die Tiere immer mit dem Kopf hinter der Sonne herlaufen. Die phototropische Erregung ist demnach keine

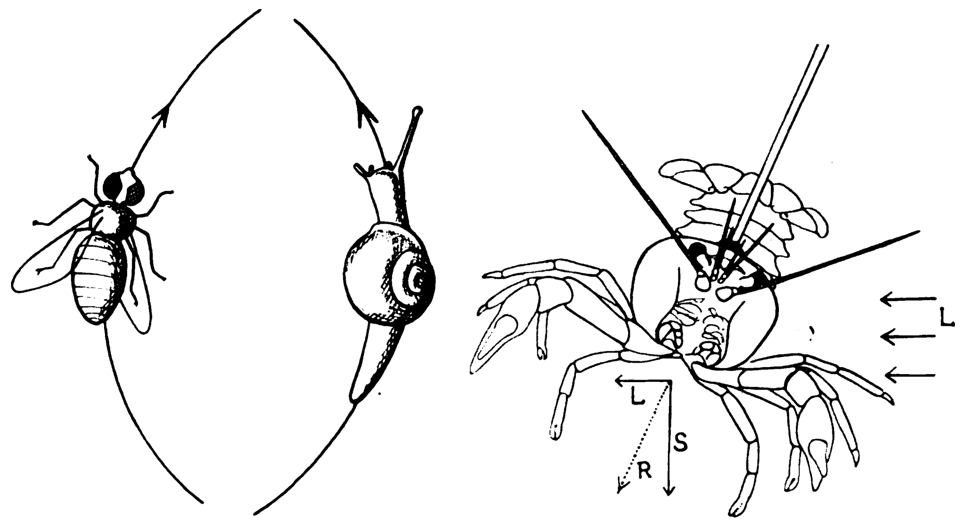


Fig. 372. Fig. 373.

Fig. 372. Schemata der Kreisbewegung von einseitig geblendeten Tieren infolge der Tonuswirkung der Augen. Die Tiere sind von oben belichtet. Die Schnecke zeigt gleichseitige Tonuswirkung und dreht sich nach der verletzten Seite. Das Insekt zeigt gekreuzte Tonuswirkung und dreht sich nach der normalen Seite. Nach v. BUDDENBROCK.

Fig. 373. Flußkrebs, nach links schief gestellt und von links stark belichtet. Ruhelage in der Resultante (*R*) beider Reize. *L* Lichtrichtung, *S* Schwererichtung. Nach KÜHN.

dauernde, sondern tritt nur ein nach Intensitätsschwankungen, und zwar gleichgültig, ob ein Auge (**365** b – e, **371**, **372**) oder zwei davon betroffen werden. Sehen wir von diesen Irrtümern der Tropismenlehre ab, so besteht sie nach meiner Ueberzeugung in der Hauptsache, so wie ich sie oben umgrenzt habe, vollkommen zu Recht, und man sollte dankbar anerkennen, wie sehr sie unser „Verständnis“ für die tierischen Handlungen bereichert und viele gesetzmäßige Zusammenhänge aufgedeckt hat. Sie wird auch durchaus bestätigt, wenn man ein Tier in die Mitte vor zwei Lichter stellt. Wenn die Augen ein seitliches Gesichtsfeld haben, dann wird nur ein Licht auf die eine Netzhaut fallen, und das Tier wird auf dieses Licht zukriechen (**371** c). Durch die Such-

bewegungen des Kopfes kommt es nicht selten vor, daß ein Individuum plötzlich seine Richtung ändert und auf das andere Licht zukriecht, weil dieses in seine Blickrichtung gefallen ist (c, *1* wollte erst nach rechts, ist aber dann nach links umgebogen). Stehen beide Lichter nahe beieinander, so wirken sie wie eins (e). Ist nur ein Auge vorhanden (*Daphnia*), oder haben beide Augen ein großes gemeinsames Gesichtsfeld (g), so wirken auch zwei etwas auseinanderstehende Lichter zunächst wie eins (d), und das Tier bewegt sich in der Mittellinie auf sie zu. Ist aber das Tier in die Nähe der Lichter gekommen, so wirkt bei den Kopfbewegungen plötzlich eins stärker als das andere, und das Tier dreht sich nach diesem herum. Buridans Esel war nur in der scholastischen Philosophie so dumm, daß er in der Mitte zwischen zwei Heubündeln verhungerte. In Wirklichkeit zwang ihn der Hunger zu Suchbewegungen, und diese führten ihn erst zu dem einen und dann zum andern Bündel. Man kann der Phototropismenlehre wohl vorwerfen, sie biete nur ein Wort, keine wirkliche Erklärung, wie dieser Instinkt eigentlich zustande kommt, warum dieselbe Lichtmenge einmal positiv, ein anderes Mal negativ oder indifferent wirkt. Dieser Schwierigkeit stehen wir bei allen Instinkten gegenüber. Wenn Mast anstatt jener Lehre den Satz aufstellt, daß die Art des Muskelreflexes davon abhängt, welcher Punkt der Retina gereizt worden ist, so bietet er uns nichts prinzipiell Neues, sondern nur eine etwas andere Form der Tropismentheorie.

X. Kapitel.

Die Augen der Evertebraten.

Wir geben zunächst eine morphologische Uebersicht über die Augen und augenähnlichen Organe der wichtigsten Wirbellosen einschließlich des *Amphioxus* und werden manche physiologische Betrachtungen direkt an sie anschließen. Im Kapitel XI soll dann eine vergleichende Uebersicht gegeben und geschildert werden, wie die Lichtsinnesorgane sich phyletisch entwickelt und ihre Leistungsfähigkeit gleichzeitig erhöht haben.

a) Protisten.

Unter den einzelligen Geschöpfen finden wir Lichtorganellen nur bei gewissen Flagellaten, und zwar sind sie weit verbreitet bei den Schwärmern der Algen, bei Euflagellaten und finden sich ferner bei einigen Peridineen. Unter den Euflagellaten kommen sie namentlich bei den mit Chromatophoren versehenen, sehr hochstehenden Familien der Euglenoiden und Volvocineen vor, doch sind auch farblose Gattungen mit ihnen versehen. Sie sitzen am Vorderende in der Nähe der Geißeln als ein roter Fleck, Stigma genannt, dessen plasmatischer Grundsubstanz zahlreiche rote ölartige Körperchen eingelagert sind, welche aus einer dem Chlorophyll verwandten Substanz, Hämatochrom

genannt, bestehen. Sie umschließen nach FRANZÉ einen oder mehrere stark lichtbrechende Körper, sog. Linsen, welche aus Paramylum oder Amylum bestehen. Im einfachsten Falle (**374** A, B, C, G, H) ist nur eine Linse vorhanden, welche dann meist auf der einen Seite von der schüsselförmigen Pigmentschicht umgeben wird. Bei *Euglena acus* (G) ragt sie auf beiden Seiten über die Pigmentmasse hervor. Bei manchen anderen Arten dieser Gattung wird eine große zentrale Linse von einer Anzahl kleinerer in mehr oder weniger regelmäßiger Anordnung umgeben. Dieselbe Art (D, E, J) kann erheblich variieren. Größere Linsen liegen in dem Pigment eingebettet oder durchsetzen dasselbe, während kleine ihm aufliegen. Bei Chlamydomonaden, Volvocineen, Dinobryoneen wird das eine größere Amylumkorn allseitig von Pigment umgeben. Diese sehr variable Lagerung zum Pigment muß die Deutung dieser Gebilde als Linse unmöglich machen. Wahrscheinlich stellen sie nur Stoffwechselprodukte dar. Als Linsen kann man natürlich diese lichtbrechenden Körper nur dann ansprechen, wenn sie vor dem Pigment liegen, nicht wenn sie von ihm umhüllt werden. STRASBURGER beschreibt das Stigma der Schwärmsporen von *Cladophora* (**375**) als ein in der Hautschicht liegendes, etwas vorgewölbtes Pigmentband und darunter einen homogenen linsenartigen Raum; dieser kann also wegen seiner vom Licht abgewandten Lage nicht zum Sammeln desselben dienen. Dazu kommt, daß WAGER, welcher die Gattung *Euglena* sehr genau untersucht hat, überhaupt das Vorkommen lichtbrechender Körper bestreitet. Der unregelmäßige Pigmentfleck umgibt nach ihm die Basis der Schlundröhre am Uebergang in die Hauptvakuole des Exkretionssystems (**376**). An dieser Stelle spaltet sich die Geißel in zwei Fäden, welche in einer besonderen Protoplasmamasse am Boden der Vakuole wurzeln, und eine dieser beiden Wurzeln bildet in der Nähe des Stigmas eine Verdickung, welche möglicherweise ein Kraftzentrum der Bewegung der Geißel ist. Da nun die Verdickung in nächster Nähe des Pigmentflecks liegt, könnte dieser Beschattungsreize auf sie werfen und dadurch die Bewegung beeinflussen.

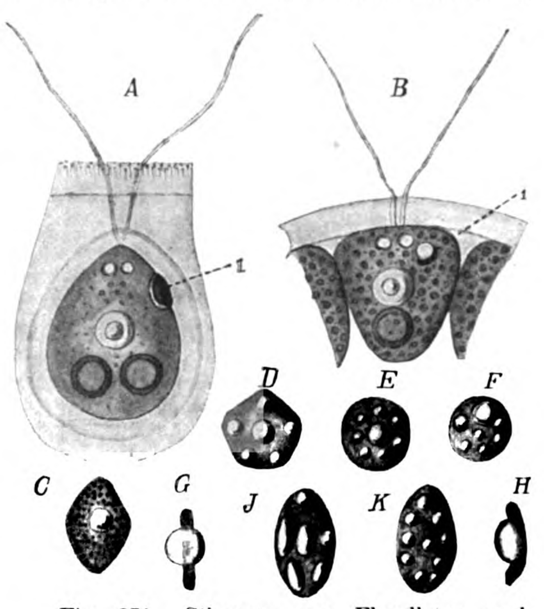
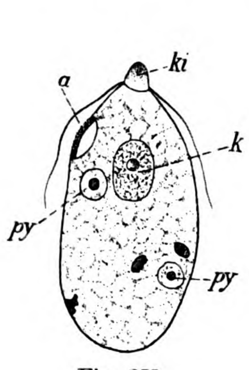


Fig. **374**. Stigmata von Flagellaten nach FRANZÉ. **A** *Eudorina elegans*. ein Individuum der Kolonie, von der Seite gesehen; das Stigma (*1*) ist abnorm groß. **B** *Pandorina morum*, halbschematisch. **C** Stigma von *Trachelomonas volvocina*; **D** von *Euglena viridis*, typische Form; **E** von *Euglena viridis* mit mehreren einwärts liegenden Linsen; **F** von *Euglena velata*; **G** von *Euglena acus*, Seitenansicht; **H** von *Euglena deses*; **J** von *Euglena viridis* mit stäbchenförmiger Linse; **K** von *Euglena velata* mit unregelmäßig angeordneten Linsen.

Hiergegen spricht, daß „Schreckbewegungen" auch nach plötzlicher Aufhellung eintreten können. Daher ist es wahrscheinlicher, daß das Pigment als Sensibilisator auf seine Umgebung einwirkt, also auch auf



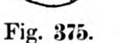


Fig. 375.

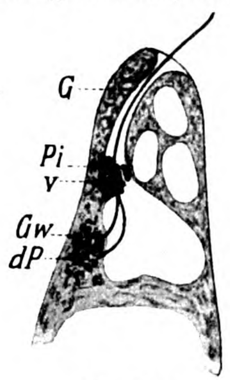


Fig. 376.

Fig. 375. Schwärmspore von *Cladophora* nach STRASBURGER. *a* Augenfleck, *py* Pyrenoid, *k* Kern, *ki* kinoplasmatisches Vorderende.

Fig. 376. Vorderende von *Euglena viridis* nach WAGER. *dP* dichte Stelle im Plasma, *G* Geißel, *Gw* deren gespaltene Wurzel, *Pi* Pigmentstigma, *v* Verdickung der Geißel. Die hellen Räume gehören zur kontraktilen Vakuole.

die hinter ihm gelegene Protoplasmamasse, aus dem die Geißel entspringt. Dieser Einfluß erstreckt sich auch nach vorn, denn nach ENGELMANN erfolgt eine Zuckung beim Uebergang aus dem Hellen ins Dunkle, noch ehe der Schatten auf den Fleck selbst gefallen ist. Wenngleich also der Mechanismus der Wirkung des Augenflecks noch sehr unklar ist, so ist doch nicht zu bezweifeln, daß er in engster

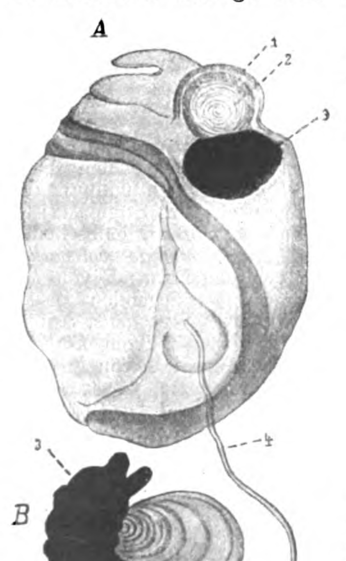
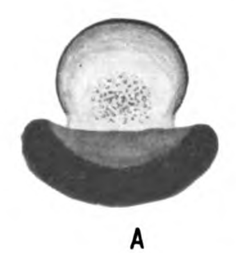


Fig. 377.



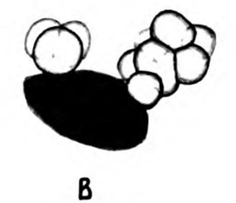


Fig. 378.

Fig. 377. **A** Stigma von *Pouchetia cornuta*, Ventralansicht. *1* Plasmahaut über der Linse, *2* Linse, *3* Pigment, *4* Längsgeißel. **B** Stigma von *Pouchetia juno* von einem Tier, dessen Pigment unter dem Deckglas ausfließt. Nach SCHÜTT.

Fig. 378. Stigma von *Erythropsis agilis* nach FAURET-FREMIET. A im frischen Zustand. B Entstehung der Linse innerhalb einer Cyste.

Beziehung zur Lichtempfindung steht, denn alle diejenigen chlorophyllhaltigen Einzelligen, welche sehr auf Licht reagieren, besitzen ihn.

Die Lichtreaktion der Euglenen ist ausgesprochen phototaktisch (vgl. S. 396).

Unter den Peridineen finden sich Augenflecke bei den im Süßwasser lebenden Gattungen *Gymnodinium* und *Glenodinium*. *Gymnodinium polyphemus* POUCHET soll auch eine große Linse besitzen. Bei der nahestehenden marinen Gattung *Pouchetia* ist das Stigma ungewöhnlich hoch entwickelt. *P. rosea* und *compacta* besitzen in der Hautschicht einen tiefschwarzen, häufig in amöboide Fortsätze ausgezogenen Pigmentfleck, dem gegen das Zellinnere zu einige lichtbrechende Kugeln anliegen. Bei *P. juno* und *polyphemus* ist das Pigment braunschwarz und trägt eine große, sehr stark lichtbrechende, konzentrisch geschichtete Linse (**377** A), welche von außen von einer zarten Plasmalage umgeben wird. Das Pigment ist für gewöhnlich starr umgrenzt, kann aber unter dem Druck des Deckglases ausfließen (**377** B). Die von R. HERTWIG beschriebene *Erythropsis agilis* ist der *Pouchetia cornuta* sehr ähnlich, jedoch wird der geißelförmige Anhang sehr rasch vorgestreckt und wieder eingezogen, scheint also keine echte Geißel zu sein. Die Art wird vereinzelt zwischen Braunalgen beobachtet. Die Linse erreicht einen Durchmesser von 15 μ und hat im Zentrum der Schichten einen körnigen Kern (**378** A). Sie entsteht innerhalb des encystierten Organismus aus der Verschmelzung mehrerer Tropfen (B). Versuche über die Lichtempfindlichkeit dieser Arten fehlen leider noch. Nach POUCHET sollen die Peridineen mit Auge nicht lichtempfindlicher sein als diejenigen ohne dasselbe.

b) Coelentera.

Unter den Hohltieren finden sich Augen nur bei den beweglichen Medusen, sie fehlen den sessilen Hydro- und Scyphopolypen und den Anthozoen vollständig. Die häufig vorhandene Lichtempfindlichkeit dieser festsitzenden Gruppen ist eine Funktion der Haut (vgl. S. 396). Auch bei Siphonophoren und Ctenophoren sind Augen trotz der schwimmenden Lebensweise bis jetzt nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden, obwohl man einige Pigmentflecke so gedeutet hat.

Hydromedusen. In dieser Ordnung haben die Anthomedusen fast immer Augen und keine Statocysten und werden deshalb als Ocellaten zusammengefaßt, während die Mehrzahl der Leptomedusen diese Balanceorgane, aber keine Augen aufweisen und daher Vesiculaten genannt werden. Beide Sinnesorgane kommen übrigens bei einigen Mitrocomiden nebeneinander vor. Sie schließen sich also nicht aus irgendeinem physiologischen Grunde aus, und ihr getrenntes Vorkommen weist darauf hin, daß Anthomedusen und Leptomedusen zwei selbständige phyletische Zweige sind. Die Narcomedusen besitzen keine, die Trachomedusen nur sehr selten Ocellen. Die Augen der Anthomedusen sitzen meist auf den angeschwollenen Basalenden der Tentakel und zwar auf der Außenseite, weil diese dem Lichte zugekehrt ist. Nur bei einigen Gattungen (*Lizzia*), welche die Tentakel nach oben geschlagen tragen, finden sie sich auf der Innenseite der Fühlerbasis. Zuweilen sind gewisse Tentakel so stark rückgebildet, daß sie nur noch einen kleinen Höcker mit einem Augenfleck, den sog. Ocellarkolben, bilden. Da die Ocellen nach außen vom Velum liegen, werden sie vom äußeren Nervenring versorgt (vgl. das Schema einer Meduse I, **334**, S. 347), nur bei den Leptomedusen *Tiaropsis* und *Octogonade* liegen sehr



eigentümliche subepitheliale Augen am Rande der Statocyste und gehören dann zum inneren Ring. Diese Augen bestehen aus einem Pfropf von subepithelialen „Sehzellen“, welche wie bipolare Ganglienzellen aussehen und von einem entodermalen Pigmentbecher umgeben werden. Zwischen beiden liegt die zarte vorgewölbte Stützlamelle. Diese Augen haben also ganz den Bau derjenigen von *Aurelia* (**96** *O*). Da die Sehzellen ihr distales Ende vom Licht abwenden, so werden sie als abgewandte oder invertierte Augen bezeichnet.

Bei allen übrigen Hydromedusen sind die Augen rein ectodermale und im Niveau des Epithels liegende Bildungen, welche bald als einfacher

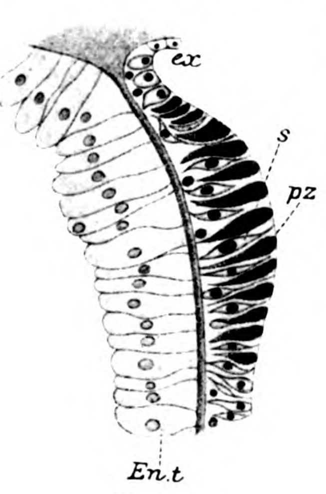


Fig 379.

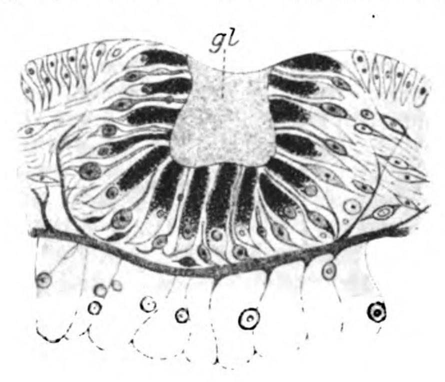


Fig. 380.

Fig. 379. Längsschnitt durch einen Ocellus an der Basis des Tentakels der Anthomeduse *Catablema eurystoma* nach LINKO. Das Auge steht auf der Stufe eines nach außen vorgewölbten Pigmentflecks.

Fig. 380. Becherauge der Anthomeduse *Sarsia mirabilis* nach LINKO. *gl* Glaskörper.

Pigmentfleck (**379**) oder seichte Pigmentgrube ohne Glaskörper, bald als tieferer Augenbecher mit zentralem Glaskörper (**380**) auftreten. Das lichtempfindliche Epithel besteht aus schmalen Sinneszellen, welche abwechseln mit breiteren braunroten Pigmentzellen. Bei *Sarsia* (**380**) endet die Sinneszelle distal mit einer knopfartigen Anschwellung, welche ein Stäbchen trägt. Daß diese Organe wirklich Augen sind, geht daraus hervor, daß die an sich phototropischen Sarsien nicht mehr auf Licht reagieren, wenn die Augen entfernt werden.

Scyphomedusen. Während bei *Cyanea, Pelagia, Rhizostoma* und anderen Gattungen keine Augen vorhanden sind, finden sie sich bei *Nausithoe, Charybdaea, Aurelia* u. a. an den „Randkörpern“, welche wir schon früher bei den statischen Sinnesorganen kennen gelernt haben. Histologisch setzen sie sich aus Pigmentzellen und Sehzellen zusammen, welch’ letztere dem Lichte zugekehrt sind. Nur bei *Aurelia* (**96** *O*) finden wir auf der Unterseite des Randkörpers ein invertiertes Auge nach der Art der eben von *Tiaropsis* beschriebenen. Hiervon abgesehen, zeigen die Augen der Quallen eine vollständige Stufenleiter. Die niedrigste Stufe des einfachen Pigmentflecks ohne Linse zeigt der auf der Oberfläche des Randkörpers gelegene Ocellus

(**96** *Oc*). Bei *Nausithoe* (**381**) hat der Fleck (*oc*) eine Linse (*l*), welche als eine Verdickung der epithelialen Cuticula anzusehen ist. Besonders reichlich mit Sehorganen versehen ist *Charybdaea marsupialis,* welche in 4 perradialen Nischen über dem Rand der Glocke je einen gestielten Randkörper (**382**) mit 6 Augen besitzt; die 2 medianen (*PO, DO*)

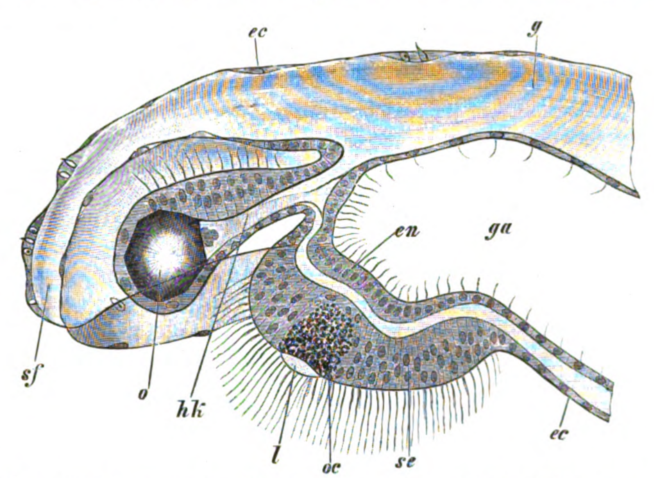


Fig. 381. Randorgan der Scyphomeduse *Nausithoë albida* nach Hertwig. *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *ga* Gastralkanal, *hk* Randkolben, *l* Linse, *o* Statolith, *oc* Auge, *se* Sinnesepithel, *sf* Sinnesfalte.

sind Blasenaugen mit einer großen Linse, während jederseits 2 seitliche (*Po, Do*) auf der einfacheren Stufe des linsenlosen Epithelbechers (**383**) stehen. Der Hohlraum der Blase wird von einer gallertigen Masse erfüllt. Fig. **384** zeigt einen Längsschnitt durch die Blasenaugen, von denen das proximale kleiner ist als das distale. Bei beiden zieht

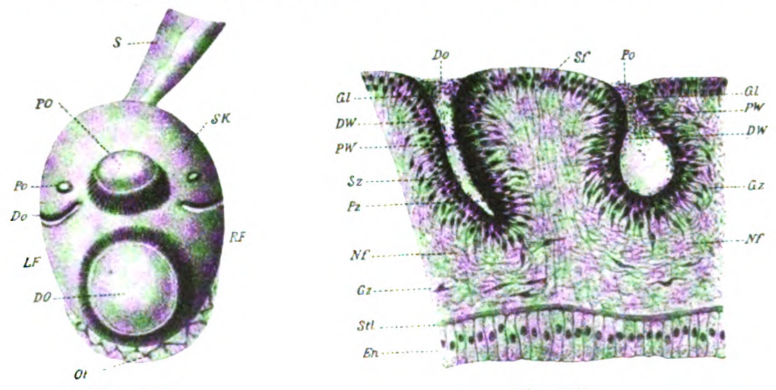


Fig. 382. Fig. 383.

Fig. 382. Randkörper von *Charybdaea,* von der Unterseite gesehen, nach Schewiakoff. *S* Stiel, *Sk* Sinneskolben, *PO, DO* große Augen mit Linsen, *Po, Do* kleine Augenbecher ohne Linsen, *RF, LF* rechte, linke Seitenfläche, *Ot* Statolithen.

Fig. 383. Längsschnitt durch die Becheraugen (*Do, Po*) von *Charybdaea* nach Schewiakoff. *Gl* Glaskörper, *DW, PW* distale, proximale Wand, *Sz* Sinneszellen, *Pz* Pigmentzellen, *Nf* Nervenfasern, *Gz* Ganglienzellen, *Stl* Stützlamelle, *En* Entoderm, *Sf* Stützfasern.

das äußere Epithel als zarte Cornea (*C*) über die Blase hinweg, deren vorderes Epithel sich zu einer mächtigen, weit über die Augenblase vorspringenden Linse (*L*) verdickt hat. Im feineren Bau sind die Linsen beider Augen etwas verschieden: diejenige des großen Auges springt nach außen vor, während diejenige des kleinen die Eigentümlichkeit aufweist, daß Ausläufer der Stützlamelle (*G. St.*) in sie eindringen. Die Zellen der Blasenwand, welche an die Linse anstoßen,

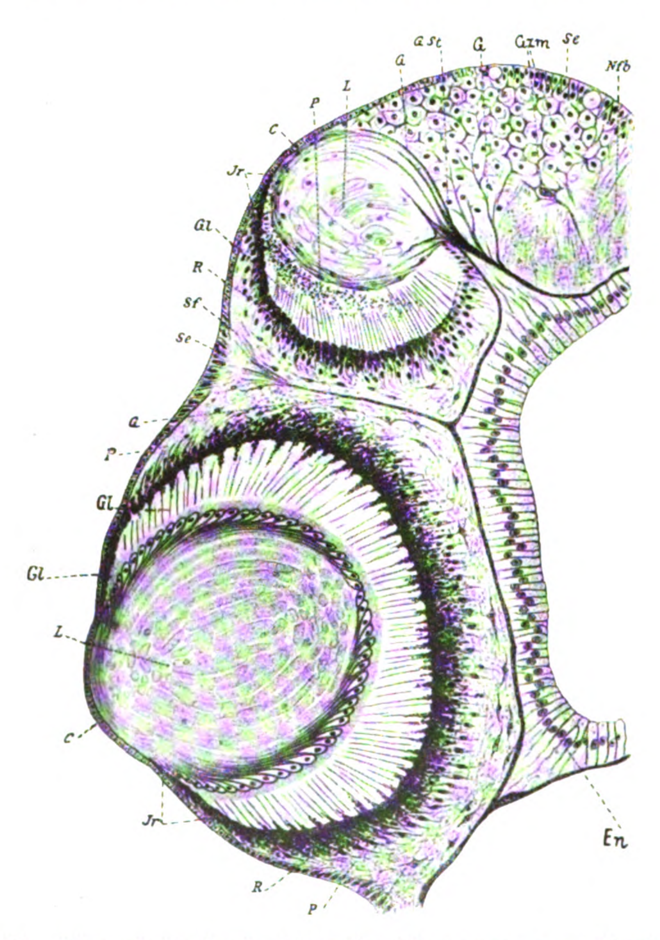


Fig. 384. Längsschnitt durch die großen Blasenaugen von *Charybdaea* nach SCHEWIAKOFF. *G* gallertige Ausläufer der Stützlamelle, *G.St* gallertige Stütze der Linse, *C* Cornea, *P* Pigment, *Jr* Iris, *Gl* Glaskörper, *R* Retina, *Sf* Stützfasern, *Se* Sinnesepithel, *L* Linse, *Nfb* Nervenfibrillen, *En* Entoderm, *Gzm* Ganglienzellen.

bestehen nur aus Pigmentzellen, während weiter nach hinten Sinneszellen und Pigmentzellen miteinander abwechseln. Die ersteren tragen sehr lange, ungefähr bis zur Linse reichende fadenförmige Stäbchen. Sie durchsetzen einen gallertigen Glaskörper (*Gl*), der von den Pigmentzellen ausgeschieden ist, wie die ihm eingelagerten Pigmentkörner beweisen.

c) Echinodermata.

Augen sind bis jetzt nur bei Seesternen sicher nachgewiesen worden. Die Spitzen der Arme schließen mit einer Kalkplatte ab, und unter dieser liegt der Endfühler (**385** *fl*, stark kontrahiert), ein zum Wassergefäßsystem gehöriges unpaares Tastfüßchen. Dieser Fühler bildet an seiner Basis ein längliches Augenpolster (*aup*), welches ganz durchsetzt ist von zahlreichen roten Augen (*au*). Ihre Zahl nimmt mit dem Alter zu: junge *Asterias rubens* besitzen etwa 50, alte doppelt so viel. Bei *Asterias glacialis* (**386**) können bis 200 vorhanden sein. Diese Augen stehen senkrecht zur Oberfläche des rundlichen Polsters, können also die Lichtstrahlen von verschiedenen Seiten aufnehmen und daher zum Richtungssehen dienen. Die Seesterne biegen beim Gehen die Armspitze nach oben, so daß das Licht direkt auf das Augenpolster fallen kann. Die Stacheln der Endplatten und der Adambulacralplatten legen sich bei kontrahierter Ambulacralrinne schützend über den Fühler und das Augenpolster, während sie bei der Bewegung nach außen gerichtet sind. Das Augenpolster ist eine verdickte Partie des

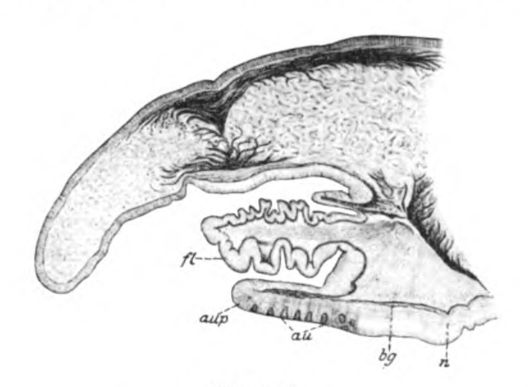


Fig. 385.

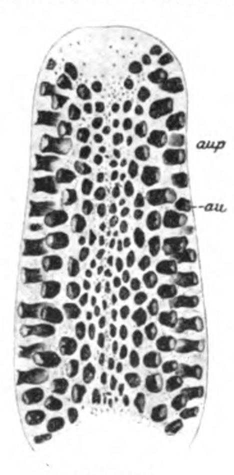


Fig. 386.

Fig. **385**. Längsschnitt durch die Armspitze von *Asterias glacialis* nach PFEFFER. $^{60}/_{1}$. *fl* Fühler, *aup* Augenpolster, *au* Auge, *bg* Bindegewebe, *n* Nerv.

Fig. **386**. Augenpolster von *Asterias glacialis* nach PFEFFER, von der Fläche gesehen. $^{60}/_{1}$. Die 150—180 Augengruben sind in der Mitte weniger tief als an den Seiten.

Radialnerven (vgl. I, **367**, S. 383), dessen Fasern intraepithelial verlaufen (I, **369**, S. 385, *nf*). Die Kerne (*Ke*) dieser Epithelzellen bilden eine dicke Lage dicht unter der Cuticula und gehören teils zu Sinneszellen (*siz*, I, **370**, S. 386), teils zu Stützzellen (*stz*); erstere enden distal unter der inneren Cuticularschicht ohne weiteren Endapparat, während ihr proximaler Ausläufer in die Nervenfaser (*nf*) übergeht. Letztere setzen sich nach innen in einen Fortsatz fort, welcher durch die Nervenfasern hindurch bis zu einer Basalmembran sich verfolgen läßt. In den Augenpolstern ist die Zahl der Sinneszellen sehr vermehrt, und sie sind dicht erfüllt von roten Pigmentkörnern. Im einfachsten Fall, bei *Astropecten mülleri* (**387** A) und *pentacanthus* ist das Augenpolster gleichmäßig tingiert, weil es überall von Retinazellen durchsetzt ist, welche an einzelnen dunkeler gefärbten Flecken besonders gehäuft sind. Jede Zelle endet mit einem kurzen lichtbrechenden Stäbchen und ent-

springt proximal aus der Zone der Nervenfasern. Die Stäbchen sitzen nach außen von einer zarten Grenzmembran (*gm*), welche die Retinazellen untereinander verbindet. Bei dieser ersten Gruppe hat also das Epithel des Augenpolsters fast denselben Bau wie dasjenige des Radialnerven und unterscheidet sich von ihm nur dadurch, daß die Sinneszellen echte Retinazellen mit Stäbchen, Grenzmembran und Pigment geworden sind. Solche Sehzellen werden autochrome genannt im Gegensatz zu den exochromen, welche wie bei den Medusen mit Pigmentzellen abwechseln. In einer zweiten Gruppe von Seesternen (B), zu der *Astropecten aurantiacus*, *Palmipes membranaceus*, *Solaster papposus* u. a. gehören, sind die Sehzellen auf eine kegelförmige Gruppe konzentriert, welche von der Cuticula der Stützzellen (*ep*) überdeckt wird. Bei einer dritten Gruppe (C) hat die innere Schicht der Cuticula eine lichtbrechende Linse gebildet: so bei *Echinaster sepositus, Asterina gibbosa, Asterias*-Arten. Die Stützzellen lassen sich bis vor den Hohlraum des Auges verfolgen, indem ihre distalen Enden nach innen umbiegen und bei B unter der Cuticula, bei C in der Linse enden. Der Hohlraum der Augenkegel wird erfüllt von einer sehr weichen Gallerte. *Luidia ciliaris* bildet einen Uebergang zwischen A und B, indem die Grenz-

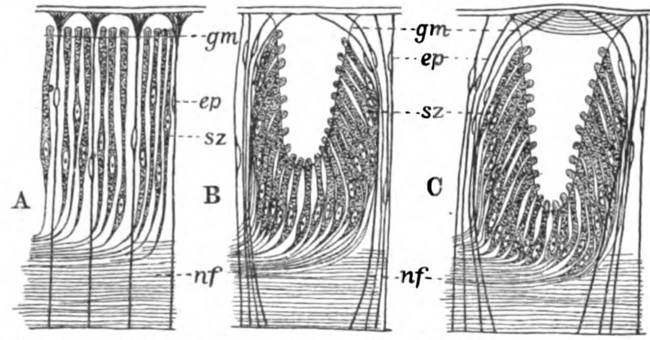


Fig. 387. Längsschnitte durch die Augen von Seesternen, schematisiert, nach PFEFFER, aus HESSE. **A** *Astropecten mülleri.* **B** *Astropecten aurantiacus.* **C** *Asterias glacialis.* *gm* Grenzmembran, *ep* Stützzellen, *sz* Sinneszellen, *nf* Nervenfasern.

membran der Sehzellen sich meist nur zu einer flachen Grube einsenkt. Die hier erwähnten 3 Typen von Sehorganen sind auch bei einigen Tiefsee-Asteriden gefunden worden, welche aus 628—3667 m stammen; bei anderen Tiefseebewohnern sind die Augen verschwunden, während das Polster noch vorhanden ist. Ganz verschwunden ist dieses bei *Porcellanaster vicinus* aus 5868 m. Es besteht keine strenge Abhängigkeit der Augenrückbildung von der Meerestiefe, denn in derselben Tiefe sind bei einer Art Augen vorhanden, während sie bei einer anderen fehlen. Es erklärt sich dies wohl daraus, daß manche Arten erst seit kurzer Zeit in die lichtlose Zone eingewandert sind. Ueber die Lichtempfindlichkeit der Seesterne vgl. S. 398.

Die Pigmentflecke auf den Ocellarplatten der Echiniden sollen nicht Augen sein, obwohl sie in ihrer Lage den Augen der Seesterne entsprechen. Vielleicht sind sie daher als rückgebildete Sehorgane anzusehen. Sie bestehen aus einem Polster hoher, pigmenthaltiger, fadenförmiger Epithelzellen, ohne Stäbchen, welche Sinneszellen sind, da sie nach innen in die Fasern des Radialnerven übergehen. Dieser durchbohrt

die Ocellarplatte, bevor er die Zellen versorgt. Der Wassergefäßkanal endigt blind unter dem Polster, welches demnach dem Fühler der Seesterne homolog ist, obwohl es nicht ausgestülpt werden kann. Die Ansicht, daß diese Flecke keine optische Funktion haben, scheint mir einer erneuten Prüfung auf experimentellem Wege zu bedürfen. Ihr Bau spricht jedenfalls für eine solche Bedeutung. Die Deutung der blauen Flecke, welche bei *Diadema* (**388**) und *Astropyga* in großer Zahl über

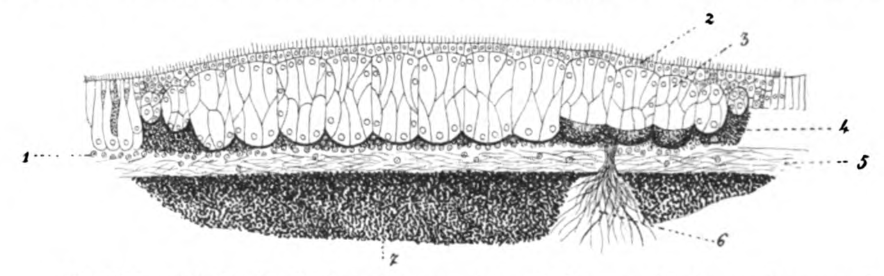


Fig. 388. Schnitt durch einen blauen „Augenfleck" von *Diadema setosum* nach Sarasin, aus Lang. *1* Ganglienzellen der Nervenschicht, *2* „Cornea", *3* lichtbrechende Körper (Epithelzellen), *4* Pigmentbecher, *5* Nervenschicht, *6* Bindegewebsfasern, *7* Pigment unter der Nervenschicht.

den Körper verteilt sind, als Augen ist sehr unsicher. Vielleicht sind es Leuchtorgane. Desgleichen bedürfen die 2 Pigmentflecke an der Basis eines jeden Fühlers bei *Synapta* noch näherer Untersuchung.

d) Plathelminthes.

Wo Augen unter den Plattwürmern vorkommen, sind sie mit ganz vereinzelten Ausnahmen nach demselben Typus gebaut: sie liegen unter der Epidermis, im Parenchym und bestehen aus einem ein- oder vielzelligen Becher, in den sich ein oder mehrere in Sehzellen umgewandelte Ganglienzellen einsenken. Nur selten ist der Becher nach vorn geschlossen, oder sind es ihm linsenartige Zellen vorgelagert. Sehr häufig treten diese

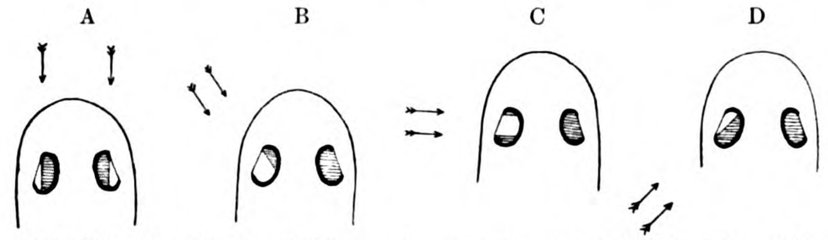


Fig. 389. Verschiedene Belichtung der Planarienaugen bei wechselnder Richtung der Lichtstrahlen, nach Hesse. Die nicht vom Lichte getroffenen Teile des Bechers sind schraffiert gehalten.

Pigmentbecher in größerer Zahl auf, sind aber dann mit der Längsachse nach verschiedenen Richtungen gestellt (**389**) und vermitteln dadurch ein Richtungssehen.

Die Turbellarien besitzen neben ihrer Hautlichtempfindlichkeit meistens Augen. Unter den Rhabdocölen gibt es freilich auch viele augenlose Arten; darunter einige, die sie sekundär verloren haben, wie

Planaria alpina in tiefen Seen; die meisten besitzen in der Nähe des Gehirns oder darin eingebettet 2 Augen, welche sich bei einigen zu einem unpaaren Fleck vereinigen. Diese paarigen Augenflecke stellen den primitiven Zustand dar. Zuweilen gehen aus diesen durch Teilung 4 Augen hervor. Die Farbe derselben ist schwarz oder schwarzbraun, selten rot. Einige marine Arten haben im Flachwasser schwarze, in größerer Tiefe rote Augen; darin sehe ich dieselb eAnpassung wie bei den Rotalgen (vgl. S. 379), nämlich ein Mittel zur Absorption der in jenen Wasserschichten fast allein vorhandenen grünblauen Strahlen. Unter den Tricladen besitzen die meisten marinen Arten 2 Augen. Bei den im Süßwasser und auf dem Lande lebenden Gattungen zeigt sich vielfach eine Vermehrung der Augen. So finden wir bei der Gattung *Polycelis* 50—100 Augen in einfacher Reihe am Seitenrande des Vorderendes. Unter den Bewohnern des Baikalsees besitzen manche Arten viele Hunderte von Augen. Besonders reich sind die terricolen Geoplaniden und Bipaliiden mit ihnen versehen. Sie umsäumen, dicht unter der Epidermis liegend, den ganzen Körperrand und stehen bei *Geoplana* (**390**) besonders dicht gedrängt zu beiden Seiten des Kopfendes, bei *Bipalium* (**391**) am Dorsalrand der Kopfplatte und am ventralen Halsfleck (*ha*). Auch die Polycladen haben immer viele, oft Hunderte von Augen, welche sich in 3 Gruppen anordnen (**392**). Eine verteilt sich auf die Umgebung des Gehirns, wenn wir absehen von den Cotyleen, welche noch die 2 ursprünglichen Augen am Rande des Gehirns aufweisen. Eine zweite Gruppe umsäumt als Randaugen den Körperrand und ist am Kopf besonders zahlreich. Eine dritte Ansammlung von Augen findet sich an der Basis der Ten-

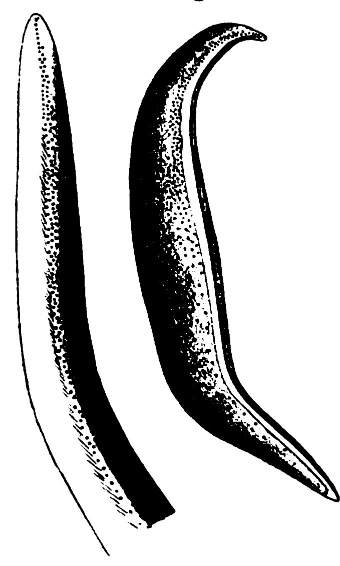


Fig. **390**. Stellung der Augen bei *Geoplana maximiliani* (links) und *G. polyophthalmus* (rechts), nach v. Graff.

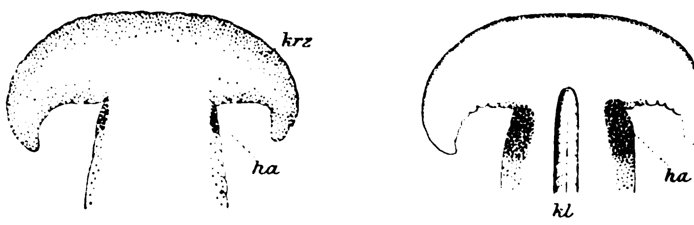


Fig. **391**. Kopfplatte und Hals von *Bipalium falcatum*. Links dorsal, rechts ventral. *ha* Halsfleck, *kl* Kriechleiste. Nach v. Graff.

takel oder auf ihnen. Sie ist auch bei manchen Leptoplaniden vorhanden, obwohl die Tentakel verschwunden sind. Die Gruppe der Gehirnhofaugen ist bei den Polycladen immer vorhanden, während die zweite und dritte zuweilen fehlt. Bei den Turbellarien mit vielen Augen nimmt die Zahl derselben durch Teilung während des Wachstums zu.

Die Stellung der Augen ist nicht regellos, wie daraus hervorgeht, daß die entsprechenden rechten und linken Augen gleich orientiert sind. Die Längsachsen der Pigmentbecher sind dabei nach den verschiedensten Richtungen gestellt, häufig auch ventralwärts, da die Tiere nicht selten an der Oberfläche des Wassers mit der Bauchseite nach oben schwimmen. Dadurch sind diese Augen befähigt, die Lichtstrahlen aus den verschiedensten Richtungen wahrzunehmen.

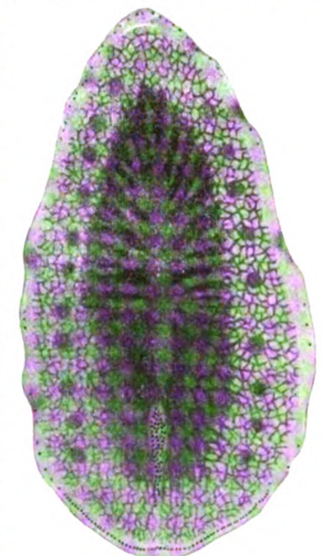


Fig. **392**. *Anonymus virilis*, ein polyclades Turbellar, mit Gruppen von Augen am Gehirn und am Körperrande, nach LANG. Der Darmkanal schimmert durch.

Histologischer Bau. Abgesehen von den epithelialen Pigmentflecken ohne Linse, welche bei den *Alaurina*-Arten und *Microstomum lineare* vorkommen, zeigen die Augen der Turbellarien durch ihre Lagerung und ihren histologischen Bau einen sehr eigenartigen Typus, welcher für alle Trochophoratiere charakteristisch ist. Sie liegen im Parenchym und bestehen aus einem Pigmentbecher, welcher die vom Lichte abgewandten Sehzellen umschließt. Wir bezeichnen sie daher kurz als parenchymatöse abgewandte Becheraugen. Von diesen leiten sich bei gewissen Landplanarien eigentümliche Sehorgane ab, die wir kurz „geschlossene Becheraugen" nennen wollen. Die Entstehung dieses Augentypus erklärt sich aus den überall im Parenchym der Plathelminthen vorkommenden Pigmentzellen und Ganglienzellen, die sich nur zu vereinigen brauchten, um ein Lichtsinnesorgan zu erzeugen. So finden wir als eine Vorstufe dieser Augen bei *Phaenacora unipunctata* eine Sehzelle, d. h. eine Ganglienzelle mit Stiftchenkappe seitlich vom Gehirn und dorsal von ihr eine Pigmentmasse, welche das von oben kommende Licht abblendet, aber noch keinen Becher bildet. Im einfachsten Falle (**393**) vereinigen sich eine Pigmentzelle und eine Sehzelle, deren Protoplasma fibrillär gebaut ist und mit einer Kappe von Stiftchen sich dem Pigmentbecher anschmiegt. Jede Fibrille geht in ein Stiftchen über. Im frischen Zustand ist die Stiftchenkappe durchtränkt von einem roten Farbstoff, welcher vermutlich wie Sehpurpur im Wirbeltierauge als Sensibilisator dient. Augen dieser Art kommen vor bei *Planaria vitta* und bei *Polycelis*-Arten. Auf einer höheren Stufe vereinigen sich mehrere solche Sehzellen in dem einzelligen Becher: so bis 3 Zellen bei *Planaria torva*, *Mesostoma*- und *Polycelis*-Arten. Hieran schließt sich das bei *Dendrocoelum* und vielen Polycladen beobachtete Verhalten: eine Anzahl Sehzellen — bei ersterer Gattung ca. 30 — liegen außerhalb des einzelligen Pigmentbechers und senken sich in diesen ein mit je einem langen

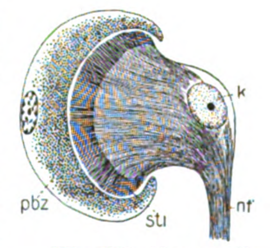


Fig. **393**. Abgewandtes Pigmentbecherocell von *Polycelis*, schematisch, nach HESSE. *k* Kern der Sehzelle, *nf* Nervenfortsatz derselben, *sti* Stiftchenkappe, *pbz* Pigmentbecherzelle.

cylindrischen, fibrillär gebauten „Sehkolben“. Man kann annehmen, daß ein Sehkolben einer Stiftchenkappe homolog ist. Wird nun die Zahl der Sehzellen noch größer, so entsteht ein vielzelliger Pigment-

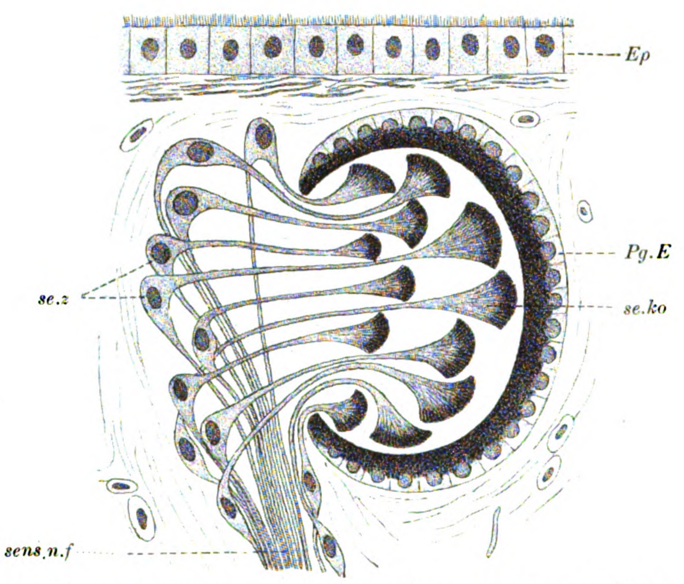


Fig. 394. Abgewandtes Becherauge von *Planaria gonocephala* nach HESSE. *Ep* Epidermis, *Pg.E* vielzelliges Epithel des Pigmentbechers, *se.z* Sinneszelle, welche sich mit dem Sehkolben *se.ko* in den Becher einsenkt, *sens.nf* sensibele Nervenfaser.

becher; Fig. **394** zeigt ein solches Auge von *Planaria gonocephala* mit über 150 Sehzellen, die sehr verschieden weit in den Becher vordringen. Bei einigen Turbellarien (*Plagiostomum* und andere *Alloiocoela*) vervollkommnet sich das Auge, indem sich einige durchsichtige Parenchymzellen als eine Art Linse vor den Pigmentbecher legen. Die höchste Stufe erreicht das Sehorgan der Landplanarien, indem der Becher sich vorn schließt durch eine durchsichtige Cornealmembran. Fig. **395** zeigt den Anfang dieses Entwicklungsweges von einer *Geoplana*-Art. Die eine Cornealzelle (*co*) geht direkt in den Becher über, so daß sie als ein Teil desselben angesehen werden kann. Der Verschluß ist noch kein vollständiger, denn die 1—8 Sehzellen dringen von vorn in den

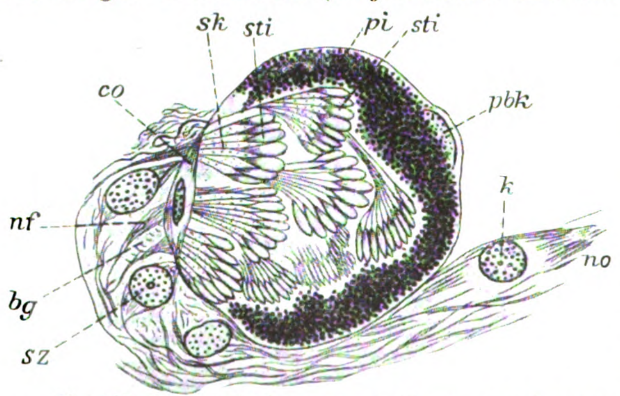


Fig. 395. Pigmentbecherauge von *Geoplana rufiventris* mit 8 Sehzellen (*sz*), aus v. GRAFF. *sti* Stiftchen, *sk* Sehkolben, *nf* Nervenfasern, *bg* Bindegewebe, *k* Kern der Sehzelle, *pbk* Kern des Pigmentbechers, *co* Cornealzelle.

Becher ein. Das Auge ist also noch abgewandt. Bei *Polycladus* und *Dolichoplana* vollzieht sich eine sehr eigenartige Neuerung, indem nur ein Teil der Sehzellen von vorn, ein anderer Teil von der Seite und von hinten zwischen den Pigmentzellen hindurch, also auf dem kürzesten Wege, in den Becher einwandert. Endlich bei *Platydemus* (**396**) und *Rhynchodemus* ist der Verschluß des Bechers vollständig, so daß wir dieses sog. Retinaauge (v. Graff) besser als „geschlossenes Becherauge" bezeichnen. Jederseits liegt ein Auge dieser Art eingebettet in dem mächtigen Ganglion opticum nach außen vom Gehirn und hängt mit diesem durch den Opticus (*no*) zusammen. Die Cornea (*co*) ist vielzellig und nach außen und ventralwärts gerichtet; die Ontogenie bedarf noch der Aufklärung. Der Becher wird von vielen Ganglienzellen umgeben, von denen ein Teil als Sehzellen fungiert, indem ihre distalen Enden die Pigmentschicht durchbohren und im Becher zu starken lichtbrechenden Stäbchen anschwellen. Diese Zellen bilden aber keine epithelartige Schicht, können also nicht als Retina bezeichnet werden. Bei *Platydemus* konvergieren die Stäbchen alle gegen die Mitte des Bechers, so daß nur die vorderen noch eine inverse Lage haben, während bei *Rhynchodemus putzei* alle dem Licht zugewandt sind und in der Längsachse des Bechers zusammenstoßen.

Fig. **396**. Geschlossenes Becherauge von *Platydemus grandis* nach v. Graff. *co* Cornea, *com* Corneamembran, *ss* Sekretprismen, ss_1 dieselben quer getroffen, *li*, *le* innere und äußere Membran des Pigmentbechers *pm*, *rn* Bindegewebsgerüst des Ganglion opticum, welches durch den Opticus *no* mit dem Gehirn zusammenhängt, *rg* Region der Retinazellen *rz*, *mf* Muskeln. Die etwas geschrumpften Sekretprismen sind zum Teil im Zusammenhange mit den Sehzellen gezeichnet worden.

v. Graff schließt aus der starken Lichtbrechung der Stäbchen, daß sie als Linse wirken, während ich sie als die percipierenden, den Sehkolben entsprechenden Elemente ansehe. Diese geschlossenen Becheraugen haben demnach nichts mit den epithelialen Blasenaugen, wie wir sie von Mollusken und Anneliden her kennen, zu tun, sondern sind modifizierte Pigmentbecheraugen.

Trematoden. Wir erwähnen hier zuerst die Familie der *Temnocephalen*, welche ectoparasitisch auf Krebsen leben, und zwar schon das Flimmerepithel verloren haben, aber doch durch manche Verhält-

nisse der Haut, des Darms und des Geschlechtsapparats noch so sehr an die rhabdocölen Turbellarien erinnern, daß sie als eine Uebergangsgruppe von diesen zu den Saugwürmern anzusehen sind. Während bei *Monodiscus parvus* Sehorgane fehlen, liegen bei *Caridinicola indica, Scutariella didactyla* und den *Temnocephala*-Arten zwei rote, braune oder schwarze Augen dem Gehirn an, welche bei letzterer Gattung den aus **397** ersichtlichen Bau haben: es sind Doppelaugen, in denen eine große Pigmentzelle nach außen und nach innen einen Becher bildet, in den sich je eine mit Stäbchen versehene Sehzelle einsenkt. Die Stäbchen tragen auf ihrer Oberfläche einen dichten Besatz von Stiftchen, und um den Kern herum breitet sich ein Netz von Fibrillen aus, welche in den Stäbchen frei auslaufen. Diese Augen erinnern etwas an die Doppelaugen der Polyclade *Pseudoceros maximus,* bei der die Sehzellen von 2 Pigmentbechern dicht zusammenliegen, so daß ihre Fortsätze einen gemeinsamen Nerven bilden. Unter den eigentlichen Trematoden haben die meisten ectoparasitisch lebenden Monogenea zuweilen 2 oder 4 Augen, einzelne Arten sogar 6—8, welche dem Gehirn auf- oder in seiner Nähe liegen. So haben die *Tristomum*-Arten und manche Gyrodactyliden 4, junge *Diplozoon paradoxum* 2 Augen. Es

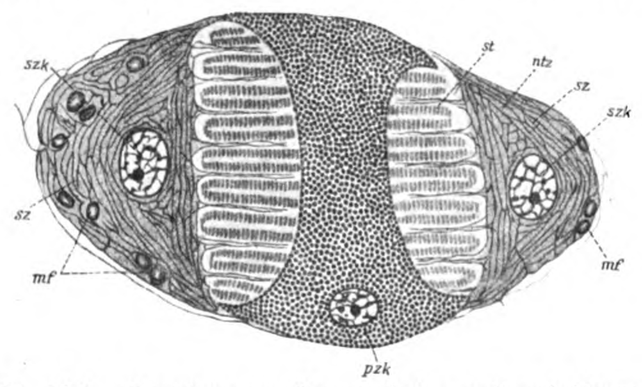


Fig. 397. Linkes Doppelauge von *Temnocephala rouxii* nach MERTON. *sz* Sehzelle, *szk* Kern der Sehzelle, *mf* Muskelfasern, *ntz* Fibrillennetz der Sehzelle, *pzk* Kern der Pigmentzelle, *st* Stiftchen an der Peripherie der Stäbchen.

ist interessant, daß das hierhergehörige, aber im Innern der Froschharnblase lebende *Polystomum integerrimum* 4 braun pigmentierte Augen besitzt, welche an den jungen Tieren leicht zu sehen sind, später aber nicht an Größe zunehmen, worin sich der hemmende Einfluß des dunklen Aufenthalts kundgibt. Daher fehlen auch bei den entoparasitischen Digenea die Augen stets. Dagegen sind bei ihren im Wasser lebenden und als Miracidium bezeichneten Jugendformen 2 dem Gehirn aufsitzende Augenflecke weit verbreitet und verwachsen zuweilen in der Mediane. Die Augen von *Polystomum* und *Tristomum* sind gebaut nach dem Modus der einfachsten Turbellarienaugen (**393**).

Nemertinen. Augen kommen nicht bei allen Schnurwürmern vor. Sie finden sich besonders bei den bewaffneten, weniger bei den unbewaffneten Gattungen, und haben ihren Sitz an der Kopfspitze unter der Epidermis im Parenchym; einige Arten haben 2, andere 4, nicht nicht wenige 30, 50 oder selbst über 100 Augen. Sind zahlreiche Sehorgane vorhanden, so bilden sie meist jederseits eine vordere und

eine hintere Gruppe. Häufig ist auch die Zahl der Augen auf beiden Seiten nicht gleich, besonders bei den vieläugigen Amphiporen. Die Augen sind meist sehr klein, nur bei *Drepanophorus* und *Tetrastemma* so groß, daß sie schon ohne Lupe auffallen. Ueber den feineren Bau der Augen gehen die Angaben in vieler Hinsicht auseinander. Fest steht, daß es sich um ein abgewandtes Becherauge handelt. Hesse gibt von *Drepanophorus spectabilis* das in 398 wiedergegebene schematische Bild. Die Sehzellen sollen von zweierlei Art sein, eigentliche faserförmige (*fsz*), welche an die tiefste Stelle des Bechergrundes herantreten, und zweitens kolbenförmige, welche einen Saum von hohen Stiftchen tragen und deren Kerne (*ksz*) am Eingang des Bechers liegen. Andere Forscher

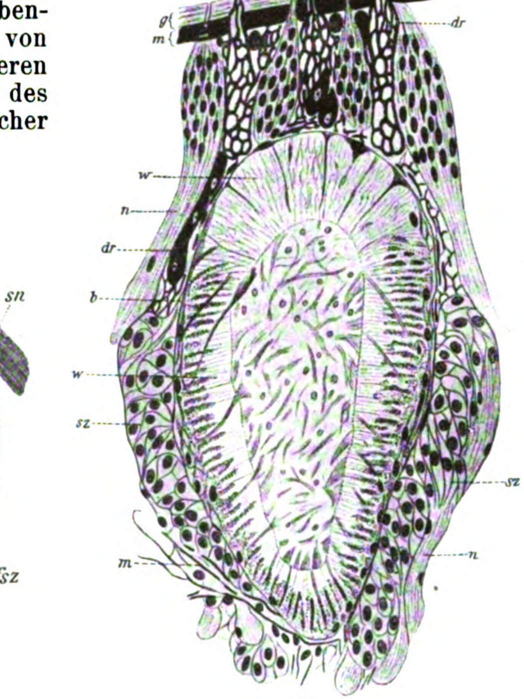


Fig. 398. Fig. 399.

Fig. 398. Auge der Nemertine *Drepanophorus spectabilis*, schematisch, nach Hesse. *sn* Sehnerv, *ksz* Kern der Sehzelle, *pbk* Kern der Pigmentzelle, *fsz* faserförmige Zelle.

Fig. 399. Längsschnitt durch das Auge von *Geonemertes palaensis* nach Schröder. Die Epidermiszellen sind nicht gezeichnet. *g* Basalmembran der Epidermis, *m* Muskeln, *dr* Drüsen, *w* Wand der Augenblase, *sz* Sehzellen, *n* Nerv, *b* bindegewebige Umhüllung der Augenblase.

finden in der Kolbenerweiterung noch einen Kern und weiter nach innen noch einen dritten. Bei *Eupolia* sind die Augen einfacher gebaut, ohne faserförmige Zellen, und jede Zelle läuft in ein Stiftchen aus. Bei *Stichostemma graecense,* einer Süßwasserform, fehlen die faserförmigen Zellen ebenfalls, und jede Sehzelle trägt mehrere Stiftchen.

Die Landnemertine *Geonemertes palaensis* hat jederseits am Kopf 3 Augen vor dem Gehirn, ein vorderes größeres nach vorn gerichtetes und 2 kleinere seitlich gerichtete, welche nach dem Typus der „geschlossenen Becheraugen“ (S. 435) gebaut sind. Sie bestehen aus einer

eiförmigen Blase (**399**) unter der Epidermis, deren Zellen mit Ausnahme der vorderen Pigment führen. Die Sehzellen (*sz*) liegen nach außen von der Blase in größerer Anzahl und geben mehrere Nerven (*n*) ab. Ihre distalen Ausläufer durchsetzen die Wand der Blase, treten in den Binnenraum derselben über und enden mit einer kegelförmigen Verbreiterung an der Innenfläche unter Bildung kleiner Pünktchen, die als Enden der Neurofibrillen anzusehen sind. Einige solche Ausläufer treten auch zwischen den vorderen unpigmentierten Zellen hindurch. Diese rezeptorischen Enden der Sehzellen sind teils dem Licht zugekehrt, teils auch mehr oder weniger von ihm abgewandt. Wir können ein solches Auge als halbabgewandt (halbinvertiert) bezeichnen. Es ist interessant, daß bei einigen Landplanarien (**396**) ähnliche Verhältnisse vorkommen. Während bei den pelagischen Anneliden die Augen sehr hoch differenziert zu sein pflegen, sind sie bei den an der Oberfläche des Meeres lebenden Schnurwürmern (*Pelagonemertes*, *Armaueria*) so rückgebildet, daß ihre Deutung zweifelhaft ist. Sie bestehen aus einer Gruppe von Sinneszellen unter der Epidermis ohne Pigmenthülle.

Rotatoria. Sehr viele Rädertiere besitzen Augen, welche aber auch bei zahlreichen Arten fehlen. Nah verwandte Gattungen oder Arten derselben Gattung können in dieser Hinsicht voneinander abweichen. So finden wir innerhalb der Philodiniden bei *Rotifer* 2 Augen auf dem Rüssel, bei *Philodina* 2 über dem Gehirn, während sie bei *Callidina* fehlen. In der Gattung *Diaschiza* finden sich Arten mit einem Stirnauge, andere mit einem Gehirnauge und wieder andere ohne Lichtorgane. Bei Arten, deren ♀ in der Jugend frei umherschwimmen und sich dann später festheften, kommen die Augen zuweilen nur auf ersterem Stadium vor und bilden sich später zurück (*Oecistes socialis*, *Lacinularia socialis*, *Floscularia campanulata*). Bei den beiden letztgenannten Arten tragen auch die beweglichen ♂ Augen. Bei *Floscularia ambigua* zerfallen die Augen in mehrere Pigmentflecke und fehlen bei *Fl. conklini* ♀ schon von Jugend an. Man ersieht hieraus wieder deutlich den Einfluß der Sessilität auf die Rückbildung der Augen. Die Augen der Rädertiere treten in zwei Formen auf: als ein unpaares, nur bei *Triophthalmus dorsalis* aus 3 Flecken bestehendes „Nackenauge", welches am Hinterrand oder auf der Ventralseite des Gehirns sitzt, und als paarige „Stirnaugen" am Dorsalrand des Räderapparats. Die meisten Rädertiere mit Sehorganen besitzen nur das Nackenauge, einige Gattungen (*Metopidia*, *Rhinops*, *Pedalion*, *Stephanops*) haben nur die 2 Stirnaugen, viele andere (*Synchaeta*) haben beide Sorten, welche bei *S. triophthalma* und *littoralis* durch einen Pigmentstreifen zusammenhängen. Das Augenpigment der Rädertiere hat eine rote Farbe und erhält sich so zeitlebens; nur bei *Polyarthra*, *Synchaëta* und *Pompholyx* wird es im Alter erst violett und schließlich blauschwarz. Wegen ihrer Kleinheit sind die Augen der Rotatoria noch nicht histologisch untersucht worden, doch sind sie wahrscheinlich nach dem Typus des *Polycelis*-Auges (**393**) gebaut, denn das Pigment erscheint meist becherförmig, während die Sehzelle häufig so hell aussieht, daß sie von manchen Forschern als Linse beschrieben worden ist. Bei manchen Arten hat man beobachtet, daß sie sich auf der Lichtseite des Aquariums ansammeln.

e) Die Nematoden

entbehren fast immer der Augen, und zwar gilt dies nicht nur für die parasitischen, sondern auch für fast alle freilebenden Arten. Sie fehlen allen Erdnematoden und kommen nur bei einigen wenigen Wasserbewohnern vor als kleine rote Flecke am vorderen Körperende. Da sie am Oesophagus unter der Haut liegen, so haben sie wahrscheinlich einen Bau ähnlich wie bei den Turbellarien, doch fehlen noch genaue Untersuchungen über sie. *Monohystera paludicola* hat einen unpaaren Fleck mit 2 kleinen hellen linsenartigen Körperchen; bei *M. microphthalma, Chromadora bioculata* und *Oerleyi* sind die Flecke paarig. Daß sie wirklich als Augen dienen, bleibt noch zu erweisen. Bei *Paragordius varius* liegt über dem Oesophagus ein heller unpaarer Fleck, welcher von Nerven des Kopfganglions versorgt wird und trotz des fehlenden Pigments als ein Auge gedeutet worden ist; er besteht aus einer rundlichen, mit Flüssigkeit gefüllten Höhle, welche vorn von hohen Epidermiszellen, im übrigen von einer derben parenchymatösen Kapsel begrenzt wird. Die 2 Nerven durchbohren diese und laufen in zahlreiche kleine spindelförmige Zellen aus, welche den Hintergrund der Höhle erfüllen und als Sehzellen gedeutet werden. Ich halte dieses Organ eher für einen Tastapparat, da alle Druckreize, welche auf die Kopfblase ausgeübt werden, durch die Flüssigkeit auf die Sinneszellen übertragen werden müssen. RAUTHER sieht darin das Gehirn. Im Dunkeln halten sich die im Wasser lebenden ausgewachsenen Gordiiden ruhig, während sie im Lichte das Vorderende hin und herschlängeln, auch wenn der Kopf abgeschnitten wird.

f) Polychäten.

Es gibt wenige Tiergruppen, bei denen die Augen sowohl nach Zahl und Verteilung am Körper als auch nach histologischem Bau eine solche Verschiedenartigkeit bekunden, wie die polychäten Ringelwürmer. Neben manchen augenlosen Arten finden wir bei den meisten freibeweglichen und bei vielen tubicolen Formen Augen am Kopf und

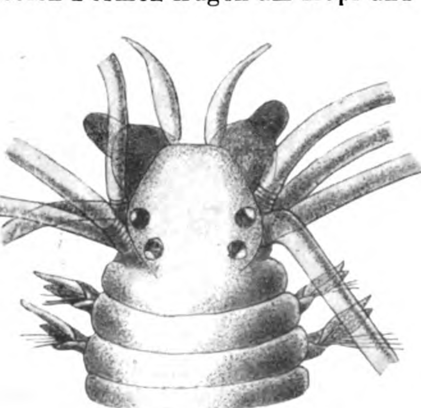


Fig. 400.

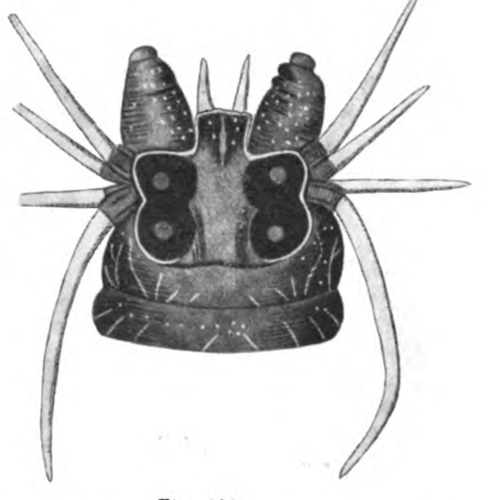


Fig. 401.

Fig. 400. Kopf von *Nereis limbata*, von oben gesehen, nach ANDREWS. Fig. 401. Heteronereide Form von *Nereis cultrifera*, nach CLAPARÈDE.

häufig auch an andern Körperregionen. Selbst einige parasitische Arten sind mit ihnen versehen: *Oligognathus bonelliae,* eine Eunicide aus der Leibeshöhle von *Bonellia*, und die im Magenraum von *Cydippe* lebende *Alciopina parasitica.* Ebenso haben die Trochophoralarven der Ringelwürmer meist 2 Augen auf der Scheitelplatte, auch bei Arten, die später augenlos sind. Die Raubanneliden besitzen meist 2 (*Eulalia, Nephthys*) oder 4 (*Eunice, Nereis, Syllis*) Augen (**400**), deren Achsen nach außen und vorn bzw. hinten gerichtet sind. Bei den am Boden lebenden *Nereis*-For-

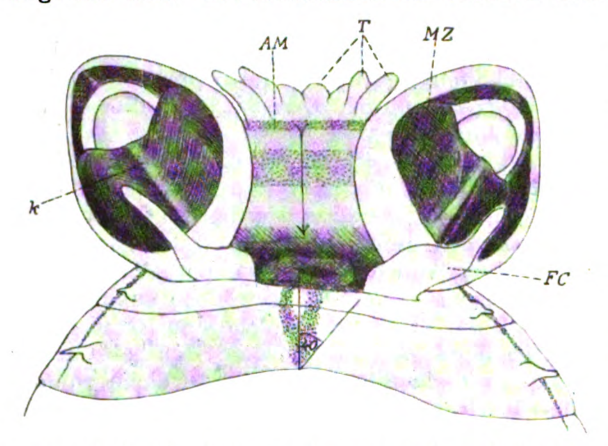


Fig. 402. Kopf von *Alciopa contrainii*, von unten gesehen, nach DEMOLL. *AM* transversaler Augenmuskel, *MZ* Zone des Meridionalmuskels, *k* Dorsoventralleiste, *T* Tentakel, *FC* Fühlercirren. $^{55}/_{1}$.

men sind die beiden Augen jeder Seite deutlich getrennt; später steigen die Tiere als anders gestaltete, an den hinteren Segmenten mit langen Schwimmborsten versehene *Heteronereis*-Formen zur Oberfläche des Meeres, wobei die Augen jeder Seite sich so vergrößern, daß sie zusammenstoßen (**401**). Auch bei *Pholoe synophthalmica* und *Myrianida*

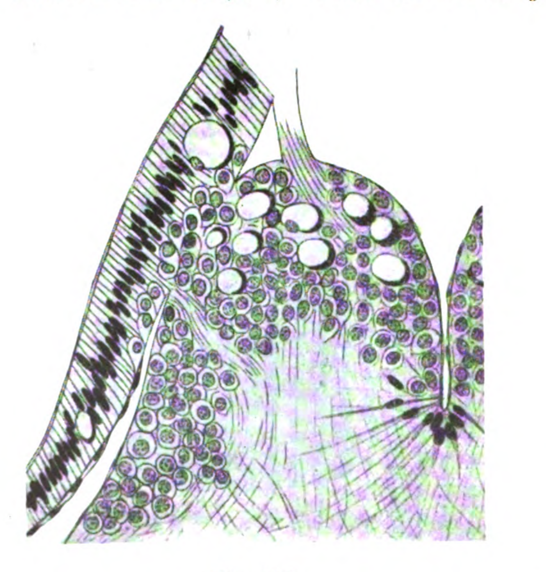


Fig. **403.**

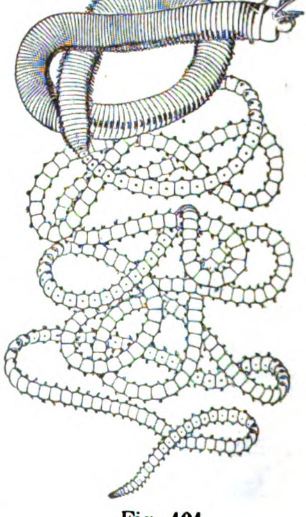
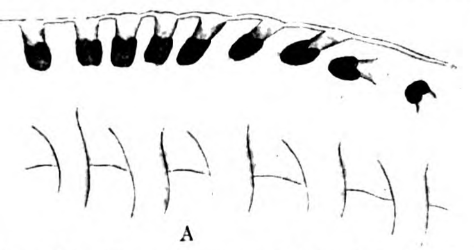


Fig. **404.**

Fig. **403.** Horizontalschnitt durch das Gehirn der Capitellide *Notomastus lineatus* mit zahlreichen, im Epithel und Gehirn liegenden invertierten Becheraugen.

Fig. **404.** *Eunice viridis* nach WOODWORTH, ungefähr nat. Gr. Der hintere dünne Abschnitt steigt als Palolo mit den Geschlechtszellen zur Wasseroberfläche empor und trägt in jedem Segment ein medianes Ventralauge.

maculata hat eine solche Verschmelzung stattgefunden. Bei *Syllis sexoculata* finden sich jederseits 3 Kopfaugen. Während nun diese in



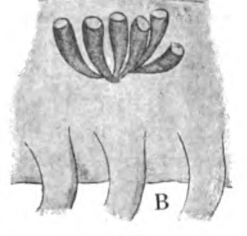
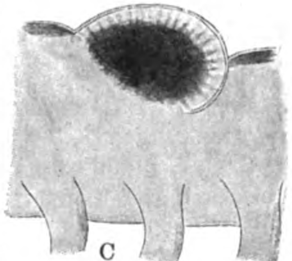


Fig. **405**. Kiemenaugen von tubicolen Anneliden nach HESSE. **A** *Hypsicomus*. **B** *Protula*. **C** *Sabella*.



geringer Zahl am Kopf auftretenden Organe zugewandte Becher- oder Blasenaugen sind, welche bei den pelagischen Alciopiden (**402**) einen ungewöhnlich hohen Grad der Ausbildung erreichen, kommen bei anderen Arten einfacher gebaute, abgewandte Sehorgane am Kopfe vor und treten dann nicht selten in größerer Zahl auf: so bei Capitelliden (*Notomastus lineatus* jederseits 40 [**403**], *Dasybranchus caducus* jederseits über 200) und Terebel-

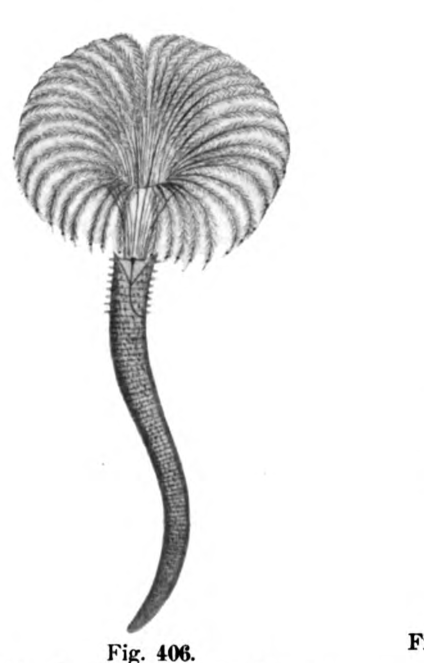


Fig. **406**.

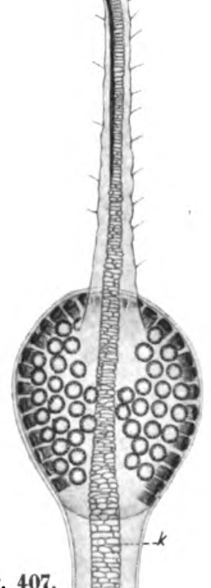


Fig. **407**.

Fig. **406**. Der Röhrenwurm *Branchiomma vigilans*, ausgestreckt, mit einem Auge auf jeder Kieme, nach CLAPARÈDE. Die 2 dorsalen, medianen Kiemen werden wie Fühler nach vorn gerichtet.

Fig. **407**. Ende einer Kieme von *Branchiomma vigilans* mit zusammengesetztem Auge, von außen gesehen, nach CLAPARÈDE. *k* Knorpelachse.

liden (*Leprea* ein Querband von über 100). Solche invertierte Augen sitzen zuweilen an den Körpersegmenten. So hat *Amphiglena mediterranea* 3 jederseits am Gehirn und andere am Schwanzende; ähnlich verhalten sich *Myxicola* und *Fabricia*. *Polyophthalmus pictus* hat 3 Augen dieser Art, welche eingewandert sind in das Mittelhirn, und außerdem vom 8.—21. Segment jederseits ein Auge. Aehnliche Seitenflecke kommen bei *Haplosyllis spongicola* an den hinteren mit Schwimmborsten versehenen Segmenten vor, ferner bei manchen Euniciden und Opheliaceen. Sie werden von manchen Forschern als Leuchtorgane bezeichnet. Von wieder anderer Bauart sind die ventralen Pigmentflecke des Palolowurms (**404**) an den hinteren, mit Geschlechtszellen gefüllten Segmenten. Endlich tragen manche Sabelliden und Serpuliden auf ihren Kiemententakeln lange Sehzellen von besonderer Art; bei *Hypsicomus* (**405** A) stehen sie einzeln und in zwei Reihen auf der äußeren dorsalen Fläche der Kiemenachse, während sich bei *Protula protula* (B) 5–9 derselben zu einer lockeren Gruppe vereinigen; dichter zusammengedrängt und nach Art eines Facettenauges nach allen Seiten divergierend finden wir sie bei *Sabella* (C) und *Branchiomma*. Letztere Gattung hat ein solches Auge vor dem Ende jedes Kiemenfadens (**406**, **407**), während *Sabella* 2—5 auf der Außenfläche der ventralen Kiemenfäden jeder Seite aufweist.

I. Abgewandte Augen.

Diese einfachen Sehorgane stimmen im Bau überein mit den invertierten Augen der Turbellarien (**393**): eine Sehzelle mit Stiftchensaum senkt sich ein in einen von einer oder von mehreren Zellen gebildeten

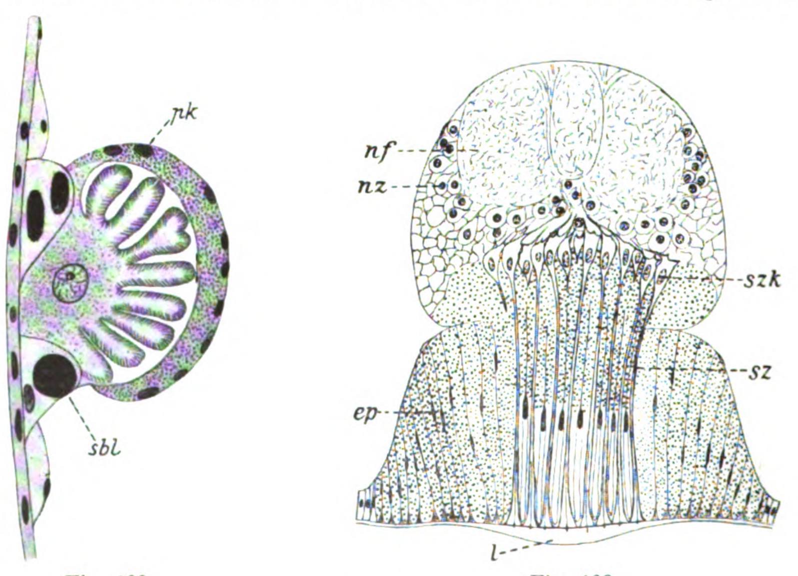
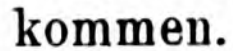


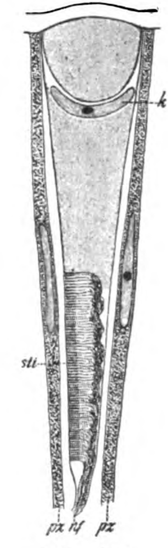
Fig. 408. Fig. 409.

Fig. **408**. Seitenauge von *Polyophthalmus pictus* nach HESSE. Vergr. $^{750}/_{1}$. *pk* Kern des Pigmentbechers, *sbl* lichtbrechende Körper unbekannter Natur.

Fig. **409**. Querschnitt durch das Ventralauge der geschlechtsreifen Segmente des Palolowurms *Eunice viridis* nach SCHRÖDER. *sz* Sehzellen, *szk* deren Kern, *ep* pigmenthaltige Epidermiszellen, *l* cuticulare Linse, *nz* Nervenzellen des Bauchmarks, *nf* Nervenfilz desselben.

Pigmentbecher. Man kann hierin einen Beweis dafür sehen, daß die Ringelwürmer von Turbellarien abstammen, wofür ja auch die Trochophoralarve spricht. Ein Unterschied zu den Planarien besteht nur insofern, als sie nicht nur wie bei diesen unter der Epidermis, sondern auch in ihr liegen können (**403**). Sie kommen vor als Kopfaugen im Gehirn oder in dessen Nähe, oder auch, wie schon angedeutet, als Seitenaugen an gewissen Körpersegmenten. Fig. **408** zeigt ein solches Seitenauge von *Polyophthalmus*: die Sehzelle hat fingerförmige Fortsätze gebildet zur Vergrößerung der Oberfläche. Die Augenflecke in der Scheitelplatte der Annelidenlarven stehen wahrscheinlich auf der Stufe der abgewandten Augen. Bei *Dialychone acustica* und Verwandten sollen Sehzellen ohne Pigmenthüllen vorkommen.





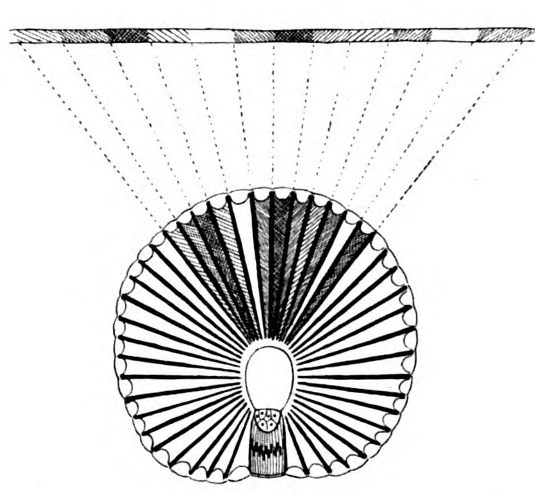


Fig. 410. **Fig. 411.**

Fig. 410. Langgestreckte Sehzelle mit umhüllender Pigmentröhre aus dem Kiemenauge von *Branchiomma* nach HESSE. *k* Kern der Sehzelle hinter der Linse, *sti* Stiftchensaum, *px* Pigmentzelle, *nf* Nervenfaser.

Fig. 411. Schematischer Querschnitt durch das Kiemenauge von *Branchiomma*, um zu zeigen, daß das Bild aus vielen Bildpunkten, der Zahl der Einzelaugen entsprechend, besteht. In der Mitte Fortsetzung der Leibeshöhle mit Blutgefäßen. Darunter ein Knorpelstrang und dann ein schmaler Epidermisstreifen. Nach HESSE

II. Zugewandte Augen.

Ihnen allen ist gemeinsam, daß das distale Ende der Sehzelle dem Licht zugekehrt ist, und daß das Auge im Epithel der Haut liegt oder sich dieser eng anschmiegt. Wir können hier drei verschiedene Formen von Augen unterscheiden, die sich unabhängig voneinander aus epithelialen Sehzellen entwickelt haben: 1) das Scheibenauge, 2) Reihen oder Gruppen von Sehzellen mit Einzellinsen, 3) Becher- bzw. Blasenaugen.

1. Das Scheibenauge von *Eunice viridis*, dem Palolowurm (**404**), findet sich in der Mitte der Ventralfläche der hinteren Segmente als ein heller, von Pigment umgebener Hautfleck. Das Bauchmark liegt unmittelbar unter der Epidermis (**409**) und ein Teil seiner Ganglienzellen bildet durch epitheliale Anordnung eine Retina von Sehzellen, welche von einer niedrigen cuticularen Linse bedeckt werden. In jeder

Sehzelle verläuft eine Neurofibrille und endet mit einer kleinen Anschwellung (Stäbchen?) am Grunde der Linse. Zwischen den Sehzellen liegen schmale hohe Epithelzellen mit strichförmigen Kernen. Ebensolche bilden einen Pigmentring um die Retina. Ein solches Auge steht auf dem Stadium des epithelialen Flachauges, welches sonst bei Ringelwürmern noch nicht beobachtet worden ist.

2. Die langen Sehzellen mit Einzellinse und röhrenförmigem Pigmentmantel (**410**) sind charakteristisch für die Kiemenaugen der Sabelliden und Serpuliden. Bei *Dasychone* und Verwandten kommen sie auch zu einem oder mehreren an den Segmenten vor. Auf ihre verschiedene Anordnung in Reihen oder lockeren Gruppen oder nach Art eines Facettenauges haben wir schon oben (**405**) hingewiesen. Jede Sehzelle von *Branchiomma* besitzt unter der gewölbten Cuticula eine große Linse, welche der Cuticula entstammt, und dicht darunter liegt der große napfförmige Kern. Es folgen dann eine dunkle und an der Basis eine helle Zone in der Zelle und in letzterer, querstehend und übereinander zu einer rhabdomartigen Säule angeordnet, die Stiftchen (*sti*), welche sich in die Nervenfaser (*nf*) fortsetzen. Die Pigmentzellen (*px*) schieben sich als Scheidewände zwischen die Sehzellen und isolieren sie optisch voneinander. Durch alle diese Verhältnisse entsteht ein zusammengesetztes Auge, welches dem Facettenauge der Arthropoden im Bau und in der Funktion sehr ähnlich ist, denn das gesehene Bild besteht aus vielen Bildpunkten (**411**). Bei *Hypsicomus* ist die Linse dreimal so lang als der protoplasmatische Teil der Sehzelle, welche an ihrer ganzen Peripherie einen Mantel von Stiftchen trägt.

III. Epitheliale Becher- und Blasenaugen (412—415)

bilden die Mehrzahl der Kopfaugen der Ringelwürmer und sind namentlich bei den Raubanneliden weit verbreitet. Im einfachsten Falle finden wir becherförmige Einstülpungen im Bereiche der Epidermis (**412** A von der Chätopteride *Ranzania sagittaria*, welche 2 Augen besitzt, an jeder Tentakelbasis eins). Der Hohlraum wird ausgefüllt von einem Zapfen der äußeren Cuticularschicht, während die innere sich fortsetzt in die Zone der Stäbchen. Die Sehzellen enthalten zugleich das Pigment. *Telepsavus* besitzt ein derartiges Auge am Grunde einer tiefen kanalartigen Einstülpung des Epithels; ähnlich bei manchen Gephyreen (*Phascolosoma*), bei denen der Kanal sich bis in das Gehirn einsenkt. Ein merkwürdiges Auge dieser Art kommt bei *Branchiomma* vor: ein tiefer Hautkanal jederseits neben dem Gehirn, welcher auf der Gehirnseite mit Pigmentzellen, gegenüber mit Stäbchenzellen ausgekleidet ist. Bei *Syllis* und *Hesione* (B) führt der Cuticularzapfen in ein blasenförmiges Becherauge, dessen Hohlraum von vielen Sekretfäden (*sf*) erfüllt ist. Sie stammen von indifferenten Zellen (*ix*), welche zugleich die Hauptträger des Pigments sind, und zwischen denen sich die Sehzellen mit basalem Kern und kurzem Stäbchen einschieben. Eine weitere Entwicklungsstufe stellt das Auge von *Phyllodoce laminosa* (**413**) dar, dessen Füllmasse eine lichtbrechende Linse mit heller Innen- und dunklerer Außenschicht bildet. Sie wird ausgeschieden von einer einzigen großen Sekretzelle, welche neben dem Opticus liegt. Hierdurch und durch die corneaartig vorspringende Epidermis erinnert dieses Auge an die Alciopiden. Bei *Nereis cultrifera* (**412** C) hat sich das



Auge vollständig von der Epidermis abgelöst, und aus dem Becherauge ist das geschlossene Blasenauge geworden. Die Epidermiszellen schieben sich bogenförmig vor das Auge und bilden so eine äußere Cornea, an die sich die nicht pigmentführenden Zellen der vorderen Blasenwand als

Fig. 412.

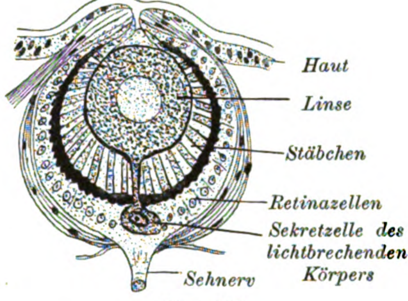


Fig. 413.

Fig. 412. Augen von Anneliden nach HESSE. **A** Becherauge von *Ranzania*. **B** Becherauge von *Syllis*. **C** Blasenauge von *Nereis*. *cut* Cuticula, *ep* Epidermis, *sz* Sinneszellen mit Stäbchen *st*, *iz* indifferente Sekretzellen, deren Sekretfäden *sf* die Füllmasse (Glaskörper) *fm* liefern.

Fig. 413. Auge des Ringelwurms *Phyllodoce* nach HESSE.

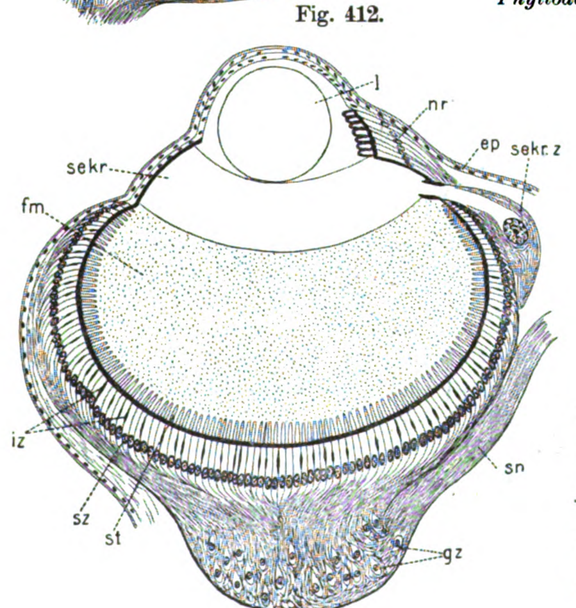


Fig. 414.



Fig. 415.

Fig. 414. Längsschnitt durch das Auge der Alciopide *Vanadis formosa* nach HESSE. *l* Linse, *nr* Nebenretina, *ep* Epidermis, *sekr.z* Sekretzelle, *sn* Sehnerv, *gz* Ganglienzelle, *st* Stäbchen der Sehzellen *sz*, *iz* indifferente Sekretzellen, *fm* wässerige Füllmasse, *sekr* glaskörperartige Sekretmasse.

Fig. 415. Auge der Alciopide *Vanadis formosa*, von vorn und unten gesehen, nach HESS, um die silberglänzenden Fasern zu zeigen, welche die Linse umgeben.

innere Cornea anlegen. Die Retinazellen sind schwach pigmentiert und laufen in ein Stäbchen mit zentraler Neurofibrille aus. Die lichtbrechende Masse (*fm*) des Glaskörpers wird von den stark pigmentierten Sekretzellen (*iz*) ausgeschieden.

Bei den pelagischen Alciopiden erreichen die Blasenaugen eine ungewöhnlich hohe Ausbildung, aber trotz vielfacher Untersuchungen gehen die Ansichten der Forscher noch in manchen Punkten auseinander. Die 2 riesigen Augen (**402**) springen halbkugelig über das Niveau des Kopfes vor und zerfallen von außen nach innen in drei Zonen (**414**), in die Cornealregion mit runder, stark lichtbrechender Linse (*l*), in die Zone einer schüsselförmigen Sekretmasse (*sekr*), welche wir Glaskörper nennen wollen, und in die von sehr weicher Füllmasse (*fm*) eingenommene Retinalzone. An diese schließt sich ein von vielen Ganglienzellen (*gz*) durchsetztes Ganglion opticum an, welches durch einen Sehnerven (*sn*) mit dem Gehirn in Verbindung steht oder ihm direkt aufsitzt. Die Fasern lassen sich bis zur Gehirnhälfte der andern Seite verfolgen, so daß ein primitives Chiasma vorliegt. Die Blickrichtung der Augen ist schräg nach vorn und außen und etwas nach unten. Das braunrote Pigment durchzieht die Retina in Form eines schmalen Streifens (**416** *p*) am distalen Ende der Sehzellen unter der Basis der Stäbchen. Diese sind am Grunde der Augenblase am längsten und stehen hier auch am dichtesten, so daß hier offenbar eine Zone deutlichsten Sehens zur Aufnahme des von der Linse entworfenen Bildes liegt. Die Stäbchen sind cuticulare Röhren, deren weiche Füllmassen am distalen Ende aneinander schließen, während die zwischen den Röhren liegenden Spalten (*z*) von Flüssigkeit erfüllt sind. In der Röhre verläuft eine geschlängelte Neurofibrille. Der in die Röhre eintretende Lichtstrahl wird von der Wand derselben hin und her reflektiert werden, wodurch der auf die Fibrille ausgeübte Reiz verstärkt wird. Die geringere Brechbarkeit der Flüssigkeit in *z* verhindert das Austreten des Strahls, so daß die Röhre wie eine Lichtfalle wirkt. Die Fibrille läßt sich bis in die Nähe des Kerns der Sehzelle verfolgen. Zwischen den Sehzellen kommen, wenigstens bei jugendlichen Tieren, schmale Sekretzellen (**414** *iz*) vor, welche die weiche Masse *fm* absondern. Der Glaskörper (*sekr*) wird von einer sehr großen Drüsenzelle (*sekr.z*) abgesondert, welche durch Aufnahme von Zellen aus der umgebenden Retina vorübergehend mehrkernig ist. Der Glaskörper hält die Linse in ihrer Lage, da er, was in **414** nicht zum Ausdruck gebracht ist, die Linse auch seitlich und vorn umgibt. Außerdem kann er die aus der Linse hervortretenden Strahlen zerstreuen. Die Linse entsteht ontogenetisch sehr früh aus einer besonderen Zelle, deren Kern später zerfällt, und sie wächst dann durch Anlagerung von Glaskörpermaterial, welches aus zerfallenen Zellen der Wand hervorgeht.

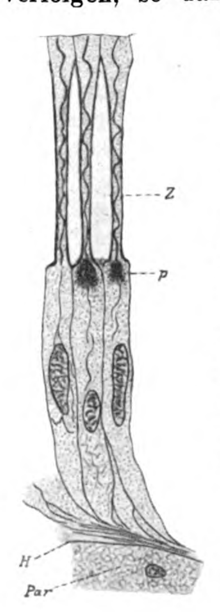


Fig. **416**. Sehzellen der Hauptretina von *Alciopa contrainii* nach DEMOLL. *z* mit Flüssigkeit gefüllte Spalträume zwischen den Stäbchen der Sehzellen, *p* Pigment, *H* Hüllmembran, *Par* Parenchym.

Die Wand der Augenblase nach außen vom Glaskörper wird von einem niedrigen pigmenthaltigen Epithel gebildet, welches sich nach vorn in die „innere Cornea“ fortsetzt. Diese besteht in der Jugend aus einem niedrigen Epithel. Später sollen die Zellen zu langen, sich verfilzenden, silberglänzenden Fäden auswachsen (**415**), welche das Licht reflektieren und so das Auge, von unten gesehen, hell erscheinen lassen. DEMOLL hält diese Fäden für Muskeln, deren Kontraktion die Linse nach vorn drückt zur Akkommodation in der Nähe. Nach HESS sind es keine Muskeln, denn sie kontrahieren sich nicht bei elektrischer Reizung und haben daher auch nichts mit der Akkommodation zu tun. Diese kommt nach HESS dadurch zustande, daß ein die große Sekretzelle (*sekr.z*) umgebender Muskel sich zusammenzieht und Sekret in den Glaskörper preßt, wodurch die Linse etwas nach vorn geschoben wird. Es findet auf diese Weise eine „aktive Nahakkommodation“ statt. Beim Aufhören des Druckes fließt das Sekret in den Kanal und den Hohlraum der Zelle zurück, und die Linse nimmt wieder die ursprüngliche Stellung ein. Ich vermute, daß jene Fäden zwar Muskeln sind und der Akkommodation dienen, aber nicht aus dem Epithel der inneren Cornea hervorgehen, was sehr merkwürdig wäre, sondern daß sie parenchymatischer Natur sind. Die große Sekretzelle würde dann für das Wachstum des Glaskörpers und der Linse sorgen. Die „äußere Cornea“ wird von niedrigen Epithelzellen mit Cuticula gebildet. Sehr eigentümlich und in ihrer Bedeutung noch strittig ist die Nebenretina (*nr*), welche sich ventral von der hinteren Hälfte der Linse ausbreitet und dicke Stäbchen mit einer deutlichen Stäbchenkappe aufweist. Sie geht ontogenetisch durch Abspaltung aus der Hauptretina hervor. Da sie vornehmlich das von oben einfallende Licht wahrnimmt, so orientiert sie nach meiner Meinung das Tier über die Lage der Wasseroberfläche. Nach DEMOLL soll sie die Reflexe von 3 Augenmuskeln auslösen, welche sich zwischen den Augen ausspannen (**402** *Au M*) und die Blickrichtungen konvergenter machen.

Onychophora. An die Sehorgane der Anneliden schließen sich ungezwungen die Blasenaugen von *Peripatus,* von denen jederseits eins am Grunde des Fühlers sitzt. Sie erinnern an *Phyllodoce* (**413**) durch den großen runden Binnenkörper (Linse), nur sind die beiden Epithellagen der Cornea sehr niedrig, wie beim Blasenauge von *Murex* (**424** C). Die Retina ist am distalen Rande pigmentiert und trägt die Kerne in verschiedener Höhe. Die faserige Masse zwischen Pigment und Linse besteht vermutlich aus Stäbchen und Sekretfäden, ähnlich wie bei *Syllis* (**412** B). Solche Blasenaugen sind sonst von Arthropoden nicht bekannt und weisen daher in Uebereinstimmung mit den Segmentalorganen und andern Verhältnissen darauf hin, daß die Gliederfüßler von den Ringelwürmern abstammen.

g) Oligochäten.

Bei den Regenwürmern werden eigentümliche Zellen als Lichtsinnesorgane gedeutet, welche zwischen den basalen Enden der Epidermiszellen liegen, in eine Nervenfaser auslaufen und einen eigentümlichen Binnen- oder Glanzkörper (Phaosom) von runder, länglicher oder gewundener, zuweilen sogar verzweigter Gestalt enthalten (**417**), welcher nach APÁTHY an seiner Peripherie einen Mantel von Stiftchen als rezeptorische Elemente trägt. Freilich ist ein Zusammenhang der

letzteren mit Neurofibrillen noch nicht nachgewiesen. Für ihre optische Bedeutung spricht namentlich der Umstand, daß ihre Häufigkeit an verschiedenen Körperstellen der Lichtempfindlichkeit derselben entspricht (vgl. S. 400); sie finden sich am zahlreichsten in der Oberlippe, weniger häufig am Schwanzende und noch weniger an den dazwischen liegenden Segmenten. Bei einigen Arten kommen solche Zellen infolge sekundärer Verlagerung auch unter der Epidermis vor, namentlich im Kopflappen, in dem sie in größerer Anzahl den Kopfnerven anliegen, ferner auch zwischen den Ganglienzellen des Gehirns. Diese subepitheliale Lage spricht dafür, daß es sich nicht um chemische, Temperatur- oder Tastsinneszellen, sondern, wie bei den ähnlichen Organen der Blutegel, um optische Apparate handelt. Pigment fehlt in ihrer Umgebung vollständig. Bei den Naiden finden sich jederseits am Kopf schwarze Augenflecke von sehr einfachem Bau. Sie bestehen bei *Stylaria lacustris* (*Nais proboscidea*) aus fünf oder sechs senkrecht übereinander liegenden, großen Sehzellen, welche an ihrer caudalen und proximalen Fläche von einer Anzahl Pigmentzellen begleitet werden (**418** a). Der Horizontalschnitt **418** b zeigt nur eine Sehzelle, läßt aber deutlich erkennen, daß das Auge vollständig im Epithel liegt. Jede Sehzelle geht an ihrer Basis in eine Nervenfaser (*nf*) über, welche mit dem Schlundring sich verbindet. Sie umschließt neben der Pigmentwand und in der Nähe der Cuticula ein Phaosom und nach vorn vom Kern mehrere Vakuolen, die vielleicht wie Linsen wirken.

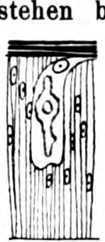
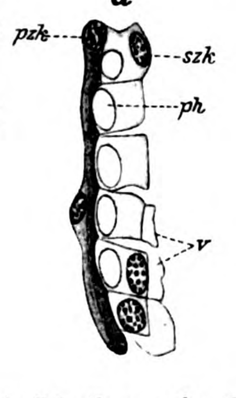


Fig. 417.



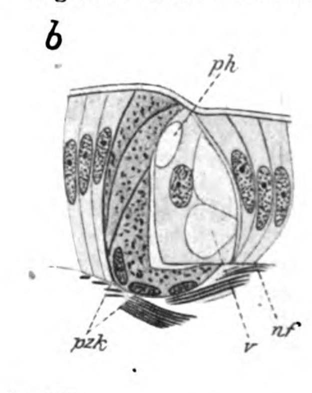


Fig. 418.

Fig. 417. Intraepitheliale Sehzelle aus der Epidermis des Regenwurms nach HESSE.

Fig. 418. Schnitte durch das Auge der Oligochäte *Stylaria lacustris* nach HESSE, etwas verändert. a dorsoventral, b horizontal. *szk* Kern der Sehzelle, *pzk* Kern der Pigmentzelle, *ph* Phaosom, *v* Vakuole, *nf* Nervenfaser.

h) Die Hirudineen

besitzen Sehzellen mit einem oder mit mehreren Phaosomen (Glaskörper), deren Außenrand eine Stiftchenzone trägt (**419** *St*). Diese Körper sollen bei jugendlichen Tieren teils in einzelnen isolierten Sinneszellen der Epidermis liegen, teils in den Sinnesknospen (HACHLOV). Später wandern die Zellen in die Tiefe und finden sich im Bindegewebe unter der Epidermis oder bei *Branchellion* sogar teilweise im perivisceralen Bindegewebe zwischen den Längsmuskeln, und zwar in diesem Falle derartig von allen Seiten von Pigment überlagert, daß kein Licht zu ihnen dringen kann. Trotzdem ist an ihrer Bedeutung

als Lichtzellen nicht zu zweifeln; sie treten auf entweder als einzelne zerstreute Zellen ohne Pigmenthülle oder in Gruppen ohne Pigmenthülle oder endlich als echte Augen in Gruppen mit bestimmter Lagerung und Pigmenthülle (**420, 421**). Alle diese verschiedenen Stufen finden sich namentlich in den Kopfsegmenten und am Endsaugnapf, die eigentlichen Augen kommen sogar nur hier vor, und zwar häufig

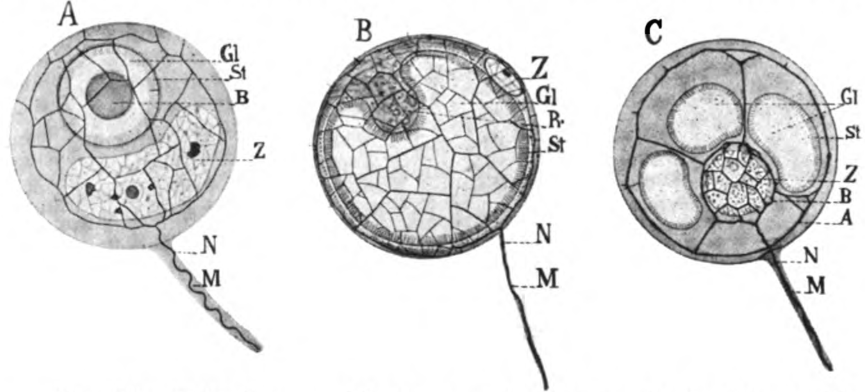


Fig. **419.** Lichtzellen von Hirudineen nach APATHY. **A** *Pseudobranchellion*, **B** *Hirudo*, **C** *Pontobdella*. *A* Außengitter, *B* Binnengitter, *Bi* Binnenkörper, *Gl* Glanzkörper, *M* Mantel der Neurofibrille *N*, *Pr* Protoplasmahöcker, *St* Stiftchenzone, *Z* Zellkern.

in mehrfacher Zahl. So bei *Piscicola piscium* 2 Paar Augen auf der Rückenseite des Mundsaugnapfs und 5 Paar auf der hinteren Saugscheibe. Bei *Clepsine bioculata, sexoculata* und *Nephelis octoculata* gibt der Artname die Zahl der Augen an. Sehr reich an Augen ist die Ichthyobdellide *Crangonobdella murmanica,* welche 2 Paar am vor-

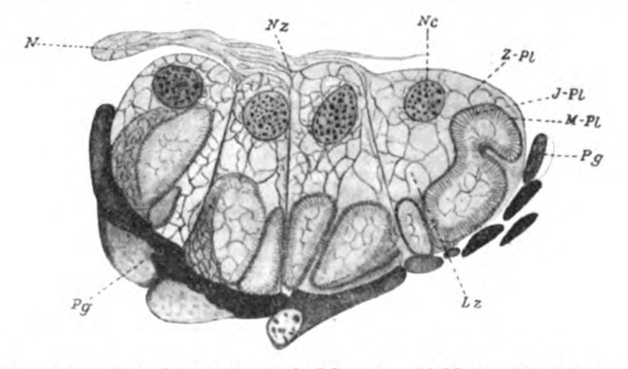


Fig. **420.** Auge von *Piscicola* nach MAIER. *N* Nerv, *Nz* Zusammenhang der Sehzelle mit dem Nerven, *Nc* Kern der Sehzelle, *Lz* Sehzelle, *M-Pl* Membranplasma des Glanzkörpers, *J-Pl* Stiftchenzone desselben, *Pg* Pigmentzelle.

deren Saugnapf, ein drittes dicht dahinter dorsal, ferner einen Kranz von 14 am hinteren Saugnapf besitzt und endlich noch in den mittleren Segmenten je 4 aufweist, die in der Mitte zwischen den Median- und den Seitenlinien sitzen. *Hirudo medicinalis, Aulastomum gulo* und Verwandte haben 5 Paar Augen am Kopf, deren Anordnung und Blickrichtung aus **422** ersichtlich ist. Es ist zweifelhaft, ob die peripheren

Stiftchensäume als die rezeptorischen Elemente angesehen werden dürfen, da sie nicht mit der Neurofibrille der Zelle zusammenhängen; vielleicht sind sie der Ausdruck einer Wabenstruktur. Die glänzende Binnensubstanz dient vermutlich zur Sammlung des Lichts. Man kann nach den Binnenkörpern drei verschiedene Arten von Sehzellen (**419** A, B, C) unterscheiden, welche im allgemeinen eine rundliche Form haben; nur wo sie dicht zusammengedrängt zusammenliegen, nehmen sie häufig eine längliche (**420**) oder auch eckige Gestalt (**421**) an. Jede Sehzelle läuft in eine Nervenfaser aus, welche eine Neurofibrille umschließt. Diese bildet in der Zelle ein peripher gelagertes Gitterwerk, welches nicht in das Phaosom und den Kern eindringt, aber auffallenderweise häufig mit seinen Seitenästen aus der Sehzelle heraustritt und sich in dem umgebenden Gewebe verliert. Daraus wollen manche Forscher schließen, daß die Fasern des Gitters nicht zur Reizleitung dienen, sondern nur Stützelemente sind. Jedenfalls ist es klar, daß die Stiftchen nicht identisch sind mit den in eine Neurofibrille übergehenden Stäbchen anderer Sinneszellen. Das Phaosom hat keine

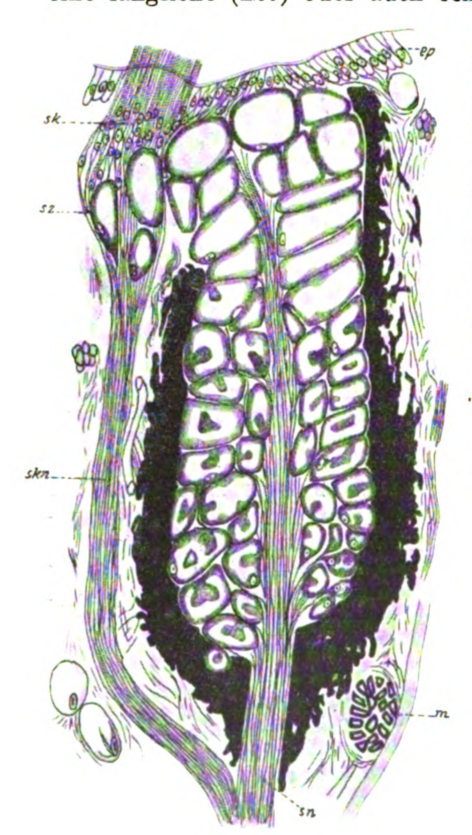


Fig. 421.

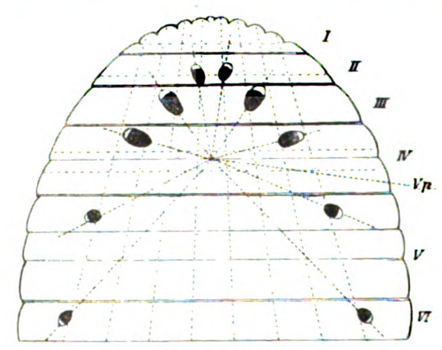


Fig. 422.

Fig. 421. Längsschnitt durch das Auge von *Hirudo medicinalis* nach HESSE. *sk* Sinnesknospe, *skn* deren Nerv, *sn* Sehnerv, *ep* Epidermis, *m* Muskel.

Fig. 422. Augenstellung von *Hirudo* nach APATHY. *Vp* Punkt, in dem die Achsen der Augen zusammentreffen.

eigene Membran, sondern erscheint wie eine helle Vakuole im Protoplasma mit dichter radiärstreifiger Außenwand. Auf der niedersten Stufe (A von *Pseudobranchellion*) ist es noch klein im Vergleich zum Kern, während es bei *Hirudo* (B) fast die ganze Zelle erfüllt, so daß der kleine Kern an den Außenrand gedrückt ist. Häufig stülpt sich das Protoplasma höckerartig ein, namentlich bei den Zellen des Bechergrundes (**421**). Am reichsten entwickelt ist das Gitterwerk von *Pontobdella* (C), indem es hier ein den Kern umspinnendes inneres und ein äußeres Maschenwerk bildet. Es sind zuweilen mehrere Phaosome in derselben

Zelle vorhanden, welche aber im Alter miteinander verschmelzen können. Es handelt sich also um sehr weiche Zellorgane.

Die phyletische Entwicklung ist in den beiden Hauptgruppen unabhängig voneinander erfolgt. Die Lichtsinnesorgane der Rhynchobdelliden sind einfacher gebaut als diejenigen der Kieferegel. *Pontobdella* repräsentiert den niedrigsten Typus, da nur einzelne freie Sehzellen vorkommen. Dies gilt auch für *Branchellion,* welche Gattung aber insofern schon auf etwas höherer Stufe steht, als sich die Sehzellen im Kopf zu beiden Seiten einer queren Pigmentwand anordnen, wodurch die Unterscheidung vermittelt wird, ob das Licht von vorn oder von hinten kommt. Auf der nächsten Stufe treffen wir (abgesehen von freien Sehzellen, welche bei allen Blutegeln vorkommen) einen mehrzelligen Pigmentbecher an, in den sich die Sehzellen in verschiedener Zahl nach Art eines invertierten Ocellus einlagern. Die Augen von *Crangonobdella* bestehen nur aus einer Sehzelle mit Ausnahme der vordersten 2 Paare, welche 4—6 in epithelartiger Anordnung aufweisen. Bei *Piscicola* (**420**) umschließt der Becher meist nur wenige in einer Schicht liegende Sehzellen, von denen jede mehrere Phaosome hat, bei *Pseudobranchellion* sind es 10 Sehzellen, endlich bei *Clepsine* und *Haementeria* ist die Zahl derselben so groß geworden, daß sie nur mit ihrem distalen verschmälerten Ende, welches das Phaosom birgt, in den Becher hineinragen, während der eigentliche Zellkörper vor demselben liegt. Für die Gnathobdelliden ist ein tiefer schmaler Pigmentbecher charakteristisch, in dem die Sehzellen in mehreren Lagen übereinander liegen, und zwar so, daß sie sich um den axialen Sehnerven gruppieren und ihre distalen Enden mit den Glanzkörpern der Pigmentwand zukehren. Bei *Nephelis octoculata* ist der Becher noch kurz und die Zahl der Sehzellen daher nicht groß. Der Sehnerv kommt meistens von vorn zum Becher wie bei einem typischen invertierten Auge, zuweilen zieht er auch seitlich durch die Pigmentwand hindurch als Ueberleitung zu einem halbinvertierten Auge. *Hirudo* und *Aulastomum* zeigen das Auge der Blutegel auf seiner höchsten Ausbildungsstufe (**421**). Der Nerv (*sn*) verläßt den Pigmentbecher an seinem Grunde und vereinigt sich hier mit einem andern (*skn*), welcher von einer Sinnesknospe (*sk*) kommt; nur bei dem hintersten Augenpaar durchbricht der Nerv die hintere Becherwand in der Nähe des Grundes. Die Lage des Sehnerven ist also wie bei einem zugewandten Auge. Da aber die Sehzellen noch ihre invertierte Lage beibehalten haben, indem sie ihr distales Ende gegen das Pigment kehren, so bezeichnen wir das Auge als ein halbinvertiertes. Die Sehzellen sind am Grunde des Bechers klein und werden nach außen größer, was wohl darauf beruht, daß sie an der Becheröffnung mehr Platz zur Ausbreitung haben. In den kleinsten Sehzellen finden sich zuweilen mehrere Glanzkörper, die später miteinander verschmelzen. *Haemadispa* besitzt dauernd in jeder Sehzelle mehrere bandförmige Glanzkörper.

Die phyletische Entwicklung der Lichtsinnesorgane der Blutegel wird man sich nach dem Gesagten so vorzustellen haben. In den Hautsinneszellen, welche wohl schon eine gewisse Lichtempfindlichkeit hatten, traten lichtbrechende Glanzkörper auf, wodurch die Zellen zu Sehzellen wurden. Sie wanderten einzeln oder in Gruppen in das darunter liegende Bindegewebe. Pigmentzellen ordneten sich in der Nähe solcher Gruppen zusammen und bildeten zunächst unregelmäßig verteilte Lichtschirme, ähnlich wie jetzt noch bei *Branchellion.* Durch den engeren Zusammen-



schluß beider Elemente entstand zuerst ein flaches invertiertes Auge, welches bei den Rüsselegeln (**420**) bestehen blieb, während es bei den Kieferegeln durch Vermehrung der Zahl der Sehzellen zu einem halbinvertierten wurde, wobei der Sehnerv gegen den Grund des Pigmentbechers wanderte, um auf dem kürzesten Wege zum Nervenzentrum zu gelangen. Eine ähnliche Verlagerung der Nervenfasern haben wir schon bei Landturbellarien (**396**) und Landnemertinen (**399**) kennen gelernt.

i) Gephyreen, Bryozoen.

Die Sipunculiden besitzen jederseits am Rüssel eine röhrenförmige Einstülpung, welche dorsal neben der Mediane nach außen von den Tentakeln ausmündet. Man nennt sie Cerebralorgan, weil sie bis zum Gehirn vordringt. Ueber ihre Funktion ist nichts Näheres bekannt. Bei *Phymosoma* dringt das blinde Ende jeder Röhre in die seitliche Portion des Gehirns ein, und da das Epithel viel Pigment enthält, sind diese zwei Gruben als rudimentäre Augen gedeutet worden. Bei *Phascolosoma gouldii* finden sich die gleichen Gruben, aber ohne Pigment. Bei dieser Art besitzt die Trochophoralarve und der junge Wurm bis in der zweiten und dritten Woche ein Paar gelbrote, dem Gehirn anliegende Augenflecke, welche nach dem Planarientypus (**393**) gebaut sind; die Oeffnung des Pigmentbechers ist nach der Seite gerichtet. Bei Priapuliden, Echiuren, *Phoronis* und Bryozoen sind im ausgewachsenen Zustand keine Augen gefunden worden. Bei den letzteren hat die Trochophoralarve der Entoprocta 2 Augenflecke.

k) Die Chätognathen

besitzen 2 dorsale Augen im Kopf etwas hinter dem Gehirn. Jedes besteht aus 5 miteinander verschmolzenen, nach verschiedenen Richtungen sehenden invertierten Becheraugen und wird von einer gemeinsamen Hüllmembran (**423** *hm*) umschlossen. Von den fünfteiligen Augen ist eins besonders groß und nach außen gerichtet (*lat*), während die übrigen vier die innere Hälfte des flachkegelförmigen Organs ein-

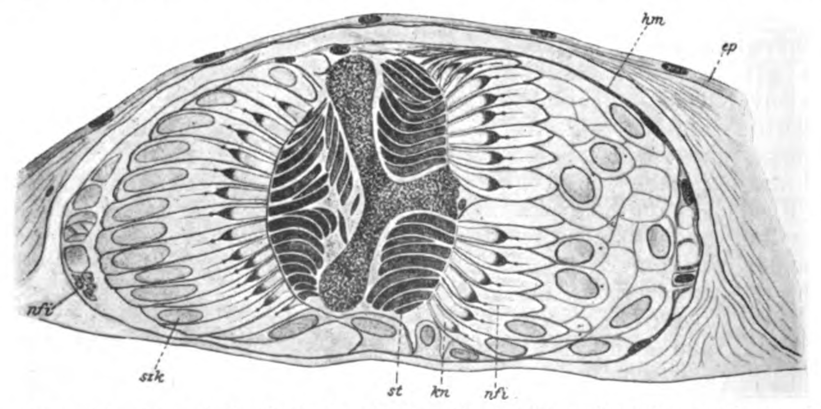


Fig. **423**. Querschnitt durch das Vorderende des Auges der Chätognathe *Spadella hexaptera* nach HESSE. Es besteht aus 5 verschmolzenen invertierten Becheraugen. *ep* Epithel, *hm* Hüllmembran, *lat* lateral, *szk* Kern der Sehzelle, *st* Stäbchen derselben, welches sich in der Sehzelle in den Knauf *kn* und weiter in die Neurofibrille *nfi* fortsetzt.



nehmen. Zwei von diesen sind in der Abbildung zu sehen. Die Sehzellen ragen nur mit ihren langen Stäbchen (*st*) in die 5 Pigmentbecher hinein, während ihre Zellkörper als helle rundliche Massen ihnen vorgelagert sind. Jedes Stäbchen setzt sich mit einer knaufförmigen Verlängerung in die Zelle fort und geht dann in eine Neurofibrille (*nfi*) über. Die austretenden Nervenfasern vereinigen sich zu einem nach vorn zum Gehirn ziehenden Opticus. Stäbchen und Knauf sind im frischen Zustand stark lichtbrechend, und letztere fallen, da sie vor dem Pigmentbecher liegen, schon am lebenden Tier auf.

l) Mollusken.

Gastropoden. Bei den Schnecken finden wir eine ganz ähnliche Entwicklungsreihe wie bei den Ringelwürmern, von einer offenen Epidermisgrube bis zu einem subepithelialen Blasenauge mit großer Linse. Es lassen sich hier fünf verschiedene Stadien unterscheiden, von denen die ersten drei bei den auch in den übrigen Organen primitiv gebauten Diotocardiern angetroffen werden. Auf der niedrigsten Stufe steht das Auge gewisser Docoglossen (*Patella*-Arten und *Acmaea virginea*): es bildet eine Grube mit weiter Oeffnung (**424** A) von flacher oder sackförmiger Gestalt. Die Retina wird nach außen von der Stäbchenzone nur von einer niedrigen Sekretschicht (*sekr*) bedeckt. Auf der nächsten

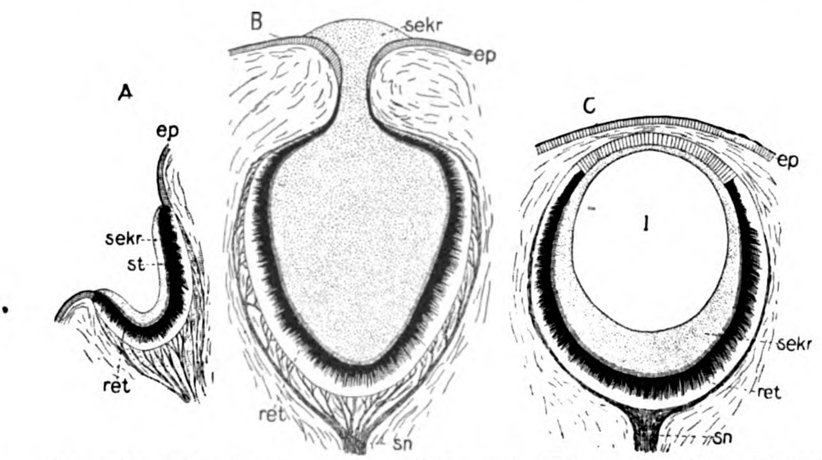


Fig. **424.** Schneckenaugen, schematisch, nach Hesse. **A** *Patella*. **B** *Haliotis*. **C** *Murex*. *ep* Epidermis, *sekr* Sekretmasse, *st* Stäbchen, *ret* Retina, *sn* Sehnerv, *l* Linse.

Stufe (B) hat sich die Oeffnung der Grube fast zusammengezogen, so daß das Auge flaschen- oder birnförmig geworden ist. Am Flaschenhalse befindet sich das gewöhnliche Epithel, welches allmählich in die pigmentierte Retina übergeht. Der Hohlraum des Auges ist von einem homogenen gallertartigen Glaskörper (*sekr*) erfüllt, welcher bis über die Oeffnung vorquillt und das Eindringen von Schmutz verhindert. Hierhin gehören einige Docoglossen (*Scurria, Acmaea*), *Haliotis* und Trochiden. Der Opticus tritt, wie auch bei Patellen, mit einer Anzahl von Aesten an die Retina heran. Bei *Trochus magus* ist das Auge kugelig, entspricht aber sonst dieser zweiten Stufe. Auf der dritten Stufe hat sich das Auge von der Epidermis abgeschnürt, besitzt aber

zunächst nur eine kleine innere Cornea, die sog. Pellucida interna, welche dicht unter der hellen äußeren Cornea (Pellucida externa) sitzt. Das Auge hat meist noch die primitive längliche Form. Eine Linse fehlt im Glaskörper. Ein Auge dieser Art besitzen *Fissurella, Emarginula, Scutum* (**425**), die Neritinen und Helicinen, endlich auch die Gattung *Turbo*, bei der das Auge schon die kugelige Form als Ausdruck einer höheren Differenzierung angenommen hat. Den nächsten

Fig. 425. Medianschnitt durch das Auge von *Scutum* nach PELSENEER. *I* äußere, *II* innere Cornea, *III* Glaskörper, *IV* pigmentierte Epidermis, *V* Nervenfasern, *VI* Stäbchen, *VII* Retina. $^{60}/_{1}$.

Entwicklungsgrad treffen wir bei der Mehrzahl der Wasserschnecken an: die innere Cornea des kugeligen Auges ist größer geworden, und dicht hinter ihr liegt eine Linse, welche von dem Glaskörper umgriffen wird. Der Nerv tritt als kompakter Strang an das Sehorgan heran.

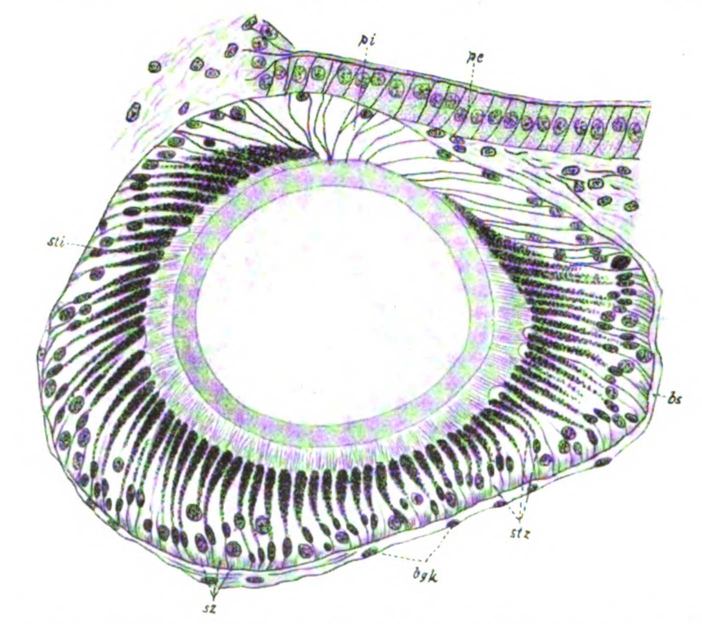


Fig. 426. Medianschnitt durch das Auge von *Helix pomatia* nach BÄCKER. *pe*, *pi* Pellucida externa, interna, *l* Linse, *gl* Glaskörper, *sz* Sehzellen, *sti* deren Stiftchen, *stz* Stützzellen mit Pigment, *bgk* Bindegewebskern der Basalschicht *bs*.

Hierher die Basommatophoren, *Paludina, Cyclostoma* und die große Mehrzahl der marinen Prosobranchier (**424** C) und manche Opisthobranchier. Endlich auf der höchsten Stufe steht das Auge der Landpulmonaten (**426**), in dem die Linse so groß geworden ist, daß sie fast

den ganzen Innenraum des Auges erfüllt und für den Glaskörper nur eine schmale Zone übrig bleibt. Wahrscheinlich kommt diese Form auch vielen Prosobranchiern zu, aber die Zeichnungen der Untersucher lassen in vielen Fällen nicht erkennen (427), ob der Innenraum von Linse und Glaskörper oder nur von letzterem erfüllt ist. Einen Uebergang zu dieser Stufe bildet *Valvata piscinalis,* deren Linse viermal so dick ist als der Glaskörper. Bei sehr vielen Schnecken rückt das Auge mehr oder weniger von der Haut weg, und es lagert sich ihm ein von Blut erfüllter Präcornealsinus (**427** *l*) vor. Er wird bei Basommatophoren und manchen Opisthobranchiern so groß, daß er das Auge fast von allen Seiten umgreift und es in die Tiefe verlagert. Da diese Arten wohl nur hell und dunkel unterscheiden, wird die Leistungsfähigkeit des Auges hierdurch kaum beeinträchtigt, und das Auge ist mehr geschützt vor Verletzungen. Bei den Landpulmonaten, welche unter den Schnecken das beste Sehvermögen haben sollen, fehlt dieser Sinus, ebenso

l

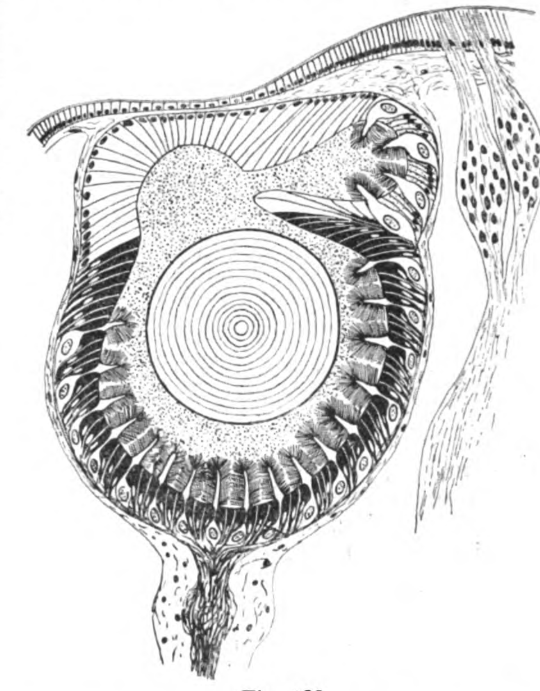


Fig. 427. Fig. 428.

Fig. 427. Schnitt durch das Auge von *Dolium galea* nach WILLEM. *l* präcornealer Blutsinus.

Fig. 428. Schnitt durch das Auge von *Limax maximus* nach HESSE.

bei manchen primitiven Formen (*Fissurella, Turbo*) und bei den sehr hochstehenden Gattungen *Conus* und *Cypraea.* Das Auge liegt dann dicht unter der Epidermis. Wir haben in Vorstehendem die Ansicht vertreten, daß die Augenblase phylogenetisch zuerst von länglicher Gestalt war und später rundlich wurde. Das schließt nicht aus, daß ein elliptischer oder eiförmiger Bulbus noch jetzt bei manchen hochdifferenzierten Schnecken (*Fusus, Cassidaria, Triton*) vorkommt.

Die meistens runde, zuweilen auch elliptische (**427**) Linse ist von fester Konsistenz und stark lichtbrechend. Die Embryonallinse von *Paludina vivipara* ist konzentrisch geschichtet, und dasselbe gilt auch für die fertige Linse von *Limax* (**428**) und wahrscheinlich auch für

viele Linsen, welche bei nicht genauer Untersuchung skulpturlos erscheinen. Ueber die Entstehungsweise der Schneckenlinse fehlen noch

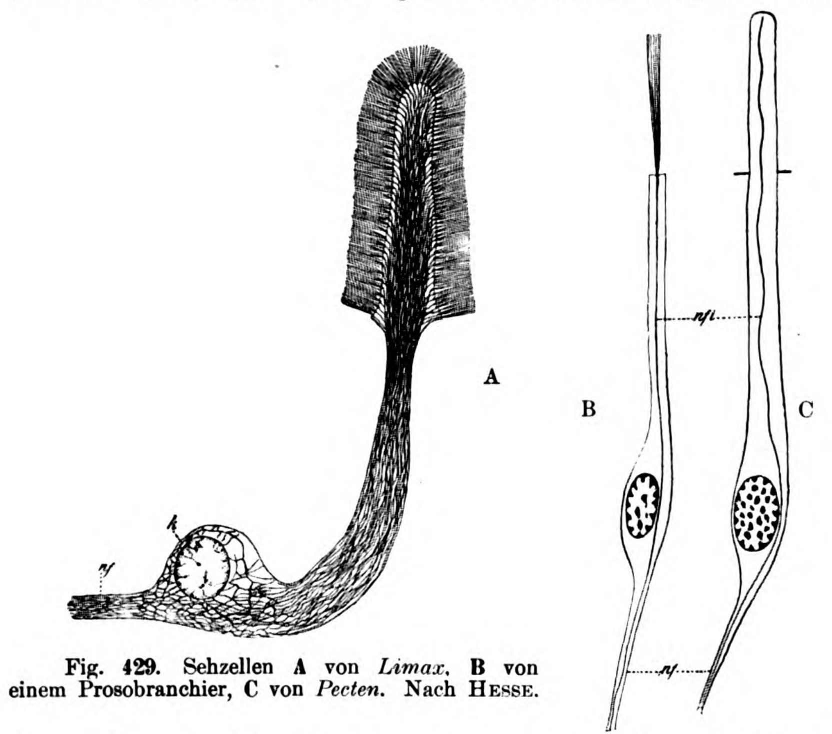


Fig. 429. Sehzellen **A** von *Limax*, **B** von einem Prosobranchier, **C** von *Pecten*. Nach HESSE.

Untersuchungen. Der Glaskörper ist homogen und weich. Man kann die Linse als einen besonders dichten Teil desselben ansehen.

Die Retina ist in der Regel im Fundus der Augenhöhle am dicksten und wird gegen die flache innere Cornea zu niedriger. Bei dem Nudibranchier *Polycerella zoobotryon* ist die Retina außerordentlich dick, so daß nur ein kleiner Raum für die Linse übrig bleibt, und der Boden des Retinabechers wird von einer riesigen Zelle gebildet. Nur bei *Nerita* ist das Epithel im Hintergrunde niedrig und in der mittleren Region am höchsten. Der Uebergang der schwarzen Retina in die helle Cornea vollzieht sich allmählich, so daß diese Zone für die Untersuchung häufig besonders günstig ist. Ueber die feinere Zusammensetzung der Retina gehen die Ansichten der Forscher noch sehr auseinander, da die Pigmente die Untersuchung sehr erschweren. Wir folgen hier den Ausführungen von HESSE. In der Retina kommen zwei Sorten von Zellen vor, Sehzellen (Sz) mit Stäbchen und basaler Nervenfaser und Stützzellen (Stz) ohne Stäbchen und Nervenfasern, von denen anzu-



Fig. 430. Retinazellen von *Helix* nach BÄCKER. *sti* Stiftchen, *si.z* Sinneszelle.

nehmen ist, daß sie den Glaskörper sezernieren. Das Pigment kann in beiden Sorten vorkommen, bei einzelnen Arten auch in beiden fehlen, so daß folgende 4 Fälle zu verzeichnen sind:

1. Sz und Stz pigmentiert: manche Docoglossen, *Murex, Pleurobranchus.*

2. Sz pigmentiert, Stz hell: *Patella.*

3. Sz hell, Stz pigmentiert: *Helix* (**430**), *Limax* (**428**), *Turbo*, Trochiden, *Gastropteron.*

4. Sz und Stz hell: Nebenretina von *Limax* (**428**), manche rückgebildete Augen.

Die Stäbchen sind als die lichtrezipierenden Teile der Sehzellen anzusehen. Sie treten in zwei Formen auf, entweder als breiter, den ganzen freien Rand der Zellen einnehmender Stiftchensaum (**429** A, **430**) oder als schmales pinselförmiges Gebilde (**429** B). Die ersteren finden sich dort, wo verhältnismäßig wenige breite Sehzellen vorhanden sind (ca. 10 bei Opisthobranchiern, einige 100 bei Pulmonaten), jede mit vielen Neurofibrillen, die in die Stiftchen übergehen, die letzteren bei sehr vielen schmalen Sehzellen (Prosobranchier), mit einer Neurofibrille. BÄCKER weicht von HESSE darin ab, daß er die Stiftchenpinsel von *Haliotis* in den Glaskörper auslaufen und von den mit einer Stützfaser versehenen Pigmentzellen ausgehen läßt. Die hellen Sehzellen sollen kleinere Stäbchen anderer Art tragen. Eine Nebenretina ist bis jetzt nur bei *Limax maximus* (**428**) gefunden worden. Sie enthält nur 10 – 15 Sehzellen und empfängt ihr Licht hauptsächlich von hinten und durch die Haut hindurch. Die zugehörigen Stützzellen sind pigmentfrei, was dafür spricht, daß es sich hier um einen rückgebildeten Teil der Retina handelt. Andererseits sind die Stäbchen sehr gut entwickelt in Form eines zapfenartig vorspringenden Stiftchensaums. Vielleicht dient das Auge nicht mehr zum Formensehen, aber noch zur Wahrnehmung von Schwankungen der Lichtintensität. Bei *Bulimus* und *Stenogyra* sind einige große pigmentfreie Zellen am Uebergang von Retina und innerer Cornea beobachtet worden, deren Bedeutung noch unklar ist. Vielleicht stehen sie in Beziehung zur Ausscheidung des Glaskörpers.

Eine **Rückbildung der Augen,** zuweilen bis zum vollständigen Schwund, wird bei verschiedenen Gastropoden beobachtet: bei Tiefseeschnecken; bei Arten, die im Sande graben (unter den Olividen *Ancilla, Olivella,* unter den Naticiden *Sigaretus*); bei der höhlenbewohnenden *Vitrella*; bei der im Darm von Holothurien lebenden *Entoconcha* und bei manchen Docoglossen, welche ihren Kopf nicht unter der Schale hervorstrecken. Während in allen diesen Fällen Lichtmangel Ursache der Rückbildung ist, sind merkwürdigerweise die Augen auch bei der pelagischen *Janthina* fast vollständig verschwunden, was wohl mit der Anheftung des Tieres an dem von seinem Fuß ausgeschiedenen Floß zusammenhängt. Sehen wir doch auch, daß die an der Haut des Seesterns *Palmipes* festgeheftete *Mucronalia palmipedis* die Augen verloren hat, während nahe Verwandte mit gleicher Lebensweise sie noch besitzen. Sessilität bewirkt über kurz oder lang die Rückbildung der Augen. Die Rückbildung erfolgt in sehr verschiedener Weise: bei *Acmaea virginea* und manchen Lepetiden hat das Auge noch die normale Bechergestalt, entbehrt aber des Pigments; bei der Tiefseeschnecke *Guivillea* besteht die Wand der Augenblase überall aus niedrigen hellen Zellen, nur im Hintergrund hat sich an einer kleinen Stelle ein hohes



Stäbchenepithel erhalten, welches aber kein Pigment enthält. Der Verlust des Pigments scheint im allgemeinen die erste Stufe der Augenrückbildung zu sein.

Ueber das Sehvermögen der Schnecken vgl. S. 401. Eigenartige Sehorgane, welche eine besondere Besprechung erheischen, finden sich bei Heteropoden, Oncidien und Chitonen.

Die **Heteropoden**

besitzen 2 ungewöhnlich große und komplizierte Augen am Kopf, welche von je einer vorspringenden Hautblase überzogen werden und durch eine Anzahl von dieser entspringender Muskeln nach verschiedenen Richtungen eingestellt werden können. Bei einer 20 cm langen *Carinaria mediterranea* haben wir einen Längsdurchmesser von etwas über 4 mm. Ihrer Form nach gehören sie zu den sog. Teleskopaugen (**431**), da sie in ihrem mittleren, schwarz pigmentierten

Fig. 432.

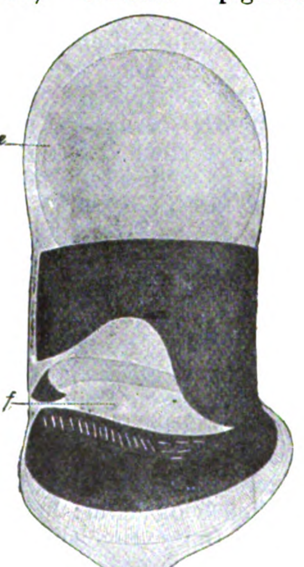


Fig. 431.



Fig. 433.

Fig. **431**. Ventralseite des Auges von *Pterotrachea coronata* nach HESSE. *l* Linse, *f* Fenster.

Fig. **432**. Querschnitt durch die Retina von *Pterotrachea mutica* nach HESSE. *1—5* Gruppen von Sehzellen mit übereinander liegenden Stiftchenplatten, *sn* Sehnerv. Der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalls.

Fig. **433**. Auge von *Oxygyrus keraudreinii* nach HESSE.

Abschnitt röhrenartig verlängert sind und gleichzeitig dorsiventral sich abplatten. Vor diesem liegt die kugelig vorspringende Cornea, welche die sehr große konzentrisch geschichtete Linse (*l*) umschließt, hinter diesem die Retina und der Sehnerv. Zwischen Linse und Cornea liegt eine schmale vordere Augenkammer, welche es ermöglicht, daß die Linse etwas nach vorn rückt, wenn durch einen Muskel der

hinteren Bulbuswand ein Druck auf den Glaskörper ausgeübt wird. Es kommt so eine aktive Nahakkommodation durch Vergrößerung des Abstandes der Linse von der Netzhaut zustande. Die eigentümliche Gestalt des Auges erklärt sich daraus, daß die Heteropoden pelagische Raubschnecken sind, welche hauptsächlich während der Dämmerung und nachts an der Oberfläche des Meeres nach Beute ausgehen; daher ihr großes Lichtbedürfnis, welches durch die bedeutende Größe der Linse befriedigt wird, während der weite Abstand der Retina die Kurzsichtigkeit bedingt. Hätte das Auge die ursprüngliche kugelige Form behalten, so wäre es unnötig groß geworden. Es hat sich daher gleichsam nur der mittlere Ausschnitt desselben erhalten. Bei dem auch in anderer Hinsicht (großer Eingeweidesack, spiralige Schale) primitiven *Oxygyrus keraudreinii* (433) ist die röhrenförmige Einschnürung noch nicht so weit gediehen. Bei dieser Art und bei *Atalanta* ist die „Pigmenthaut" des mittleren Abschnitts noch gleichmäßig von dunklem Farbstoff durchsetzt, während bei den höher entwickelten Gattungen eigentümliche pigmentfreie „Fenster" (431 f) auftreten. *Carinaria mediterranea* besitzt ein dorsales Fenster, während die *Pterotrachea*-Arten ein dorsales und ein ventrales Fenster und hinter dem dorsalen noch einen schmalen pigmentfreien Querstreifen aufweisen. Dazu kommen bei *Carinaria* ventrale, bei *Pterotrachea* dorsale und ventrale Punkte oder Striche in der Pigmenthaut (431), welche wie die Poren eines Siebes dicht beisammenliegen. Diesen Fenstern und

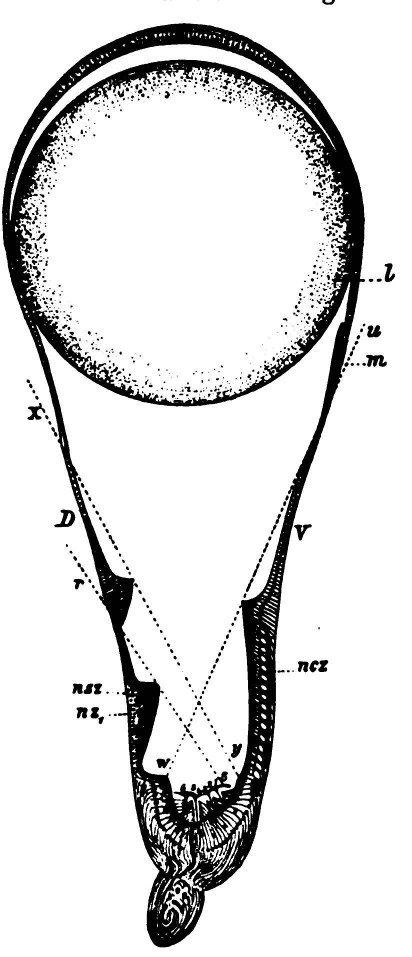


Fig. 434. Längsschnitt durch das Auge von *Pterotrachea coronata* nach HESSE. *1—6* die Gruppen von Sehzellen, *D* dorsal, *V* ventral, *l* Linse, *m* Ventralmuskeln, die vielleicht zur Akkommodation dienen, *ncz* sog. Costalzellen, *nsz* Nebensehzellen, nz_1 unipolare Ganglienzellen, die Linien *uw*, *xy*, *rs* zeigen die Strahlen an, welche die Nebensehzellen in der Umgebung der Hauptretina treffen können.

Siebplatten gegenüber liegen eigentümliche „Nebensehzellen" (434 *nsz*), welche ihr Licht offenbar durch jene hellen Stellen hindurch empfangen, was eine Erweiterung des Sehfeldes zur Folge hat. Bei *Oxygyrus* fehlen mit den Fenstern und Siebplatten auch die Nebensehzellen. Fig. 434 läßt erkennen, daß die hinteren Ränder der Fenster aus hohen Pigmentzellen gebildet werden, welche wie Blenden wirken, so daß die hindurchtretenden Lichtstrahlen wohl zu den Nebenzellen in der Umgebung der Hauptretina, nicht aber zu dieser gelangen können. Das

Nebenlicht wird zwar eine gewisse Abschwächung des Bildes der Hauptretina bedingen, die aber, wie man annehmen darf, durch die Lichtstärke der Linse ausgeglichen wird. Im Hintergrunde des Auges verläuft quer eine bogenförmige Furche mit den Hauptsehzellen (**431** von der Ventralseite gesehen; **432**, **434** im dorsoventralen Querschnitt). Aus Fig. **432** ist ersichtlich, daß diese Zellen bei *Pterotrachea mutica* 5 Leisten bilden und zwar sitzen No. 1—4 auf der ventralen, No. 5 auf der dorsalen Wand der Furche. Sie gehen an ihrer Basis in eine Nervenfaser über, sind in der Umgebung des Kernes hell, enthalten am distalen Rande viel dunkelbraunes Pigment und laufen in einen durchsichtigen Fortsatz aus, auf dem, wie auf einem Sockel, zahlreiche Stiftchen sitzen. In jeder Gruppe sind die äußeren Sehzellen länger als die inneren und schieben sich über sie hinaus, so daß 5 mit Stiftchen besetzte Flächen entstehen und die Stiftchen senkrecht zum Lichte angeordnet sind

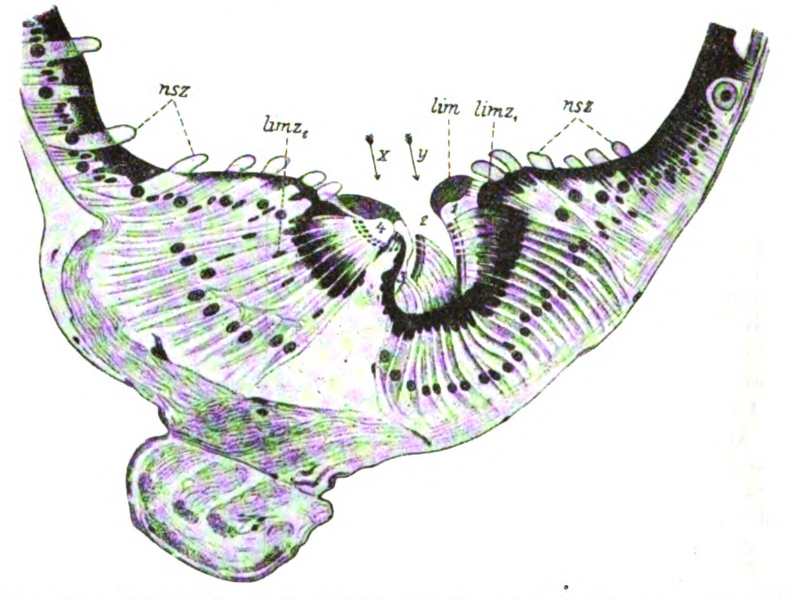


Fig. **435**. Schnitt durch die Retina von *Carinaria mediterranea* am äußeren Rande des Auges. *lim* gallertige Membrana limitans, ausgeschieden von $limz_1$ und innerhalb der Netzhaut von $limz_2$, *nsz* Nebensehzellen. *1—4* Leisten der Hauptretina.

(halbabgewandte Lage). Diese Einrichtung hat wohl den Zweck, die Entfernung der Objekte genau abzuschätzen; ein naher Gegenstand wird mehr die distalen, ein ferner die proximalen Stiftchen reizen. Bei *Pterotrachea coronata* sind 6 Leisten (5 zentrale, 1 dorsale, **434**) vorhanden, bei *Oxygyrus* 3, bei *Carinaria* 2. An den lateralen Enden können diese Zahlen sich erhöhen, so z. B. bei *Carinaria* um 2 weitere (**435** No. 3 und 4). Auf diese Leisten folgen am Rand der Retinalfurche Zellen (*limz*), welche eine gallertige Membran (*lim*) ausscheiden, die sich schützend über die Sehzellen ausbreitet. Aehnliche Zellen kommen auch zwischen den Sehzellen vor und sind an ihren schmalen Kernen zu erkennen. Diese Schicht bildet den Abschluß des homogenen Glaskörpers, welcher den ganzen Raum hinter der Linse erfüllt und von den Zellen der Pigmenthaut abgeschieden wird. Die Neben-

sehzellen finden sich in größerer Zahl im Augenhintergrund um die Retina herum (*nsz*), ferner an den verschiedensten Stellen der Pigmenthaut gegenüber den Fenstern und Siebplatten. In den Einzelheiten des Stiftchensaums zeigen sie manche Unterschiede bei den verschiedenen Arten. In der ventralen Wand von *Pterotrachea coronata* kommen sie in eigenartiger Ausbildung als sog. Costalzellen (**434** *ncz*) vor: sie setzen sich nicht bis in den Binnenraum des Auges fort, sondern liegen subepithelial zwischen den Pigmentzellen, enthalten kein Pigment und keine Stäbchen, aber einen homogenen Körper, ähnlich wie die Sehzellen der Regenwürmer und Blutegel. Vielleicht nehmen sie das außerhalb des Auges befindliche Licht wahr. In ähnlicher Lage kommen in der Pigmenthaut unipolare (*nzl*) und multipolare Ganglienzellen vor.

Die Oncidien

bilden eine eigentümliche Gruppe von sandfressenden Pulmonaten, welche neben manchen primitiven Zügen (Leben in der Gezeitenzone, Bau des Nervensystems und der Geschlechtsorgane) in vieler Hinsicht hoch differenziert ist. In letzterer Beziehung sind die an das hintere Körperende verlagerte Lunge und Niere, der Verlust der Schale und die zahlreichen Rückenaugen zu nennen, neben denen am Kopf noch 2 Fühler mit je einem gewöhnlichen Auge nach dem Typus des *Helix*-

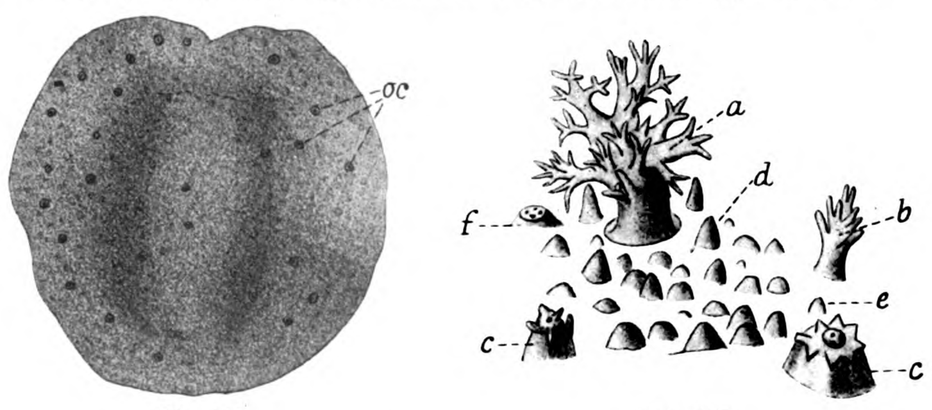


Fig. **436**. Fig. **437**.

Fig. **436**. Rückenansicht von *Oncis martensii* nach Plate. *oc* die ca. 90 Rückenwarzen mit je einem Auge, einzelne haben auch zwei Augen. Die Punkte des Rückens sind kleine Erhebungen ohne Augen.

Fig. **437**. Rückenfläche von *Oncidium verruculatum* nach Plate, Lupenvergrößerung. *a* große, *b* kleine Kiemenbüschel, *c* und *f* Papillen mit Rückenaugen, *d*, *e* kleine Warzen ohne Augen.

Auges an der Spitze vorhanden sind. Ueber die Lichtempfindlichkeit der Haut vgl. S. 402. Die Rückenaugen fehlen noch bei den auch in anderer Hinsicht besonders einfach gebauten Gattungen *Oncidina* und *Oncidiella*, während sie *Oncidium*, *Oncis* und *Peronina* mit Ausnahme einzelner Arten zukommen. Bei *Oncis* (**436**) verteilen sie sich als zahlreiche Einzelaugen über den ganzen Rücken, während sie bei *Oncidium* (**437**) einzeln oder in Gruppen von 2—7 auftreten und dabei häufig auf kleinen einstülpbaren Papillen sitzen, die zuweilen auf den Scheitel des Rückens

beschränkt sind. Die hintersten Augenpapillen können durch kleine Lappen überleiten zu den Kiemenbäumchen des hinteren Körperendes (**437** c). Diese Rückenaugen haben eine entfernte Aehnlichkeit mit Wirbeltieraugen, da die Opticusfasern sich vor den invertierten Retinazellen ausbreiten und an der Eintrittsstelle diese und die Pigmentschicht durchsetzen, wodurch ein blinder Fleck (*Bl*) entsteht (**438**, **439**). Es sind keine Blasenaugen, sondern in den bindegewebigen, aus mehreren Zellenlagen gebildeten Pigmentbecher (*P*) haben sich eine Anzahl riesiger Zellen, die wohl modifizierte Schleimzellen sind, als Linse (*L*) und dahinter die Sehzellen (*sz*) eingelagert. Bei *Oncidium bütschlii* wird die Linse nur aus einer großen Zelle gebildet, welche in zwei Abschnitte zerfällt, in einen vorderen grobfaserigen und dichten,

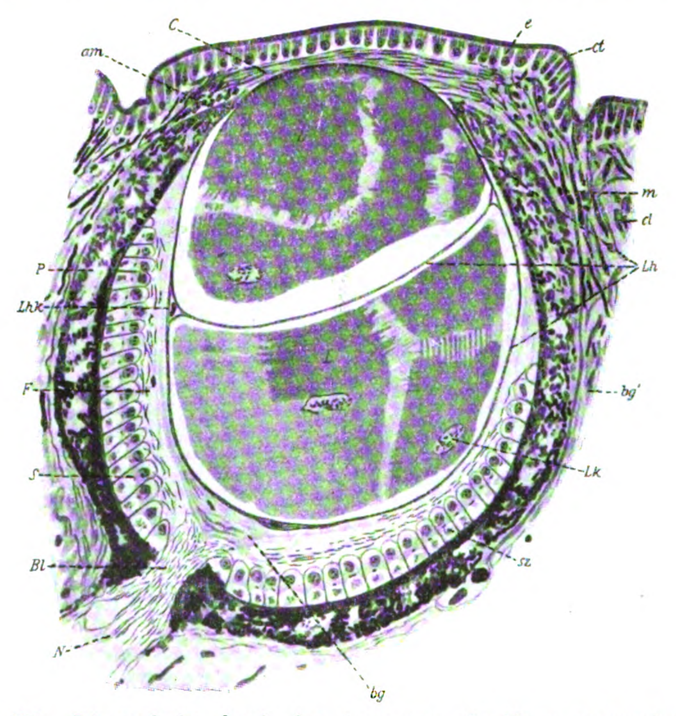


Fig. **438**. Längsschnitt durch das Auge von *Oncidium verruculatum* nach STANTSCHINSKY. $^{420}/_{1}$. *am* Akkommodationsmuskel, *bg* Bindegewebe, *bm* Basalmembran, *Bl* blinder Fleck, *C* Cornea, *cl* Intercellulargang, *ct* Cuticula, *e* Epithel, *F* Nervenfaserschicht, *kl* knäuelartiges Gebilde in den Sehzellen, *kn* Knöpfchen, *L* Linse, *Lh* bindegewebige Linsenhülle, *Lhk* deren Kern, *m* Muskel, *N* Nerv, *P* Pigment, *pf* Nervenfibrillenverzweigungen, *pz* Pigmentzelle, *pzk* deren Kern, *S* Retina, *sz* deren Zellen.

welcher als lichtbrechender Apparat zu dienen scheint, und in einen hinteren, homogenen mit dem Kern. Auch bei *Oncidium typhae* ist die Linse einzellig. Bei den meisten Arten setzt sie sich aus mehreren Zellen zusammen, die durch Fortsätze zusammenhängen und ebenfalls in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerfallen. Bei *Oncidium verruculatum* (**439**) hat der erstere meist eine, der letztere 4—5 Zellen. Die große Vorderzelle zerfällt wieder in einen basalen Abschnitt von Becherform mit dem Kern und in einen distalen, welcher in der Jugend

fibrillär, später homogen erscheint. Das Pigment läßt nur den vordersten Teil der Linse frei hervorragen und bildet so eine Art Pupille, der sich Ring- und Radialmuskeln (*am*) anlagern. Ihre Kontraktion muß die Pupille verengern und die Vorderfläche der Linse stärker wölben, bzw. die erstere vergrößern, weshalb sie als Akkommodationseinrichtung gedeutet worden sind. Diese Augen können einen Durchmesser von 0,25 mm erreichen. Nach der Anordnung der Sehzellen kann man mehrere Arten von Rückenaugen unterscheiden. Auf der niedrigsten Stufe (*Oncidium typhae, ambiguum*) bilden sie einen vielzelligen Haufen hinter der Linse, welcher ungefähr den halben Augenbecher ausfüllt und durchsetzt wird von den Ausläufern des Opticus, der die Pigmentwand durchbohrt. Es fehlt hier also noch der blinde Fleck und die Nervenfaserschicht. Auf der zweiten Stufe (*Oncis glabra, coriacea, lutea*) sind die Sehzellen epithelartig zu 2—4 Schichten angeordnet, welche von den Fasern des Opticus an einer Stelle (blinder Fleck) durchbrochen werden, ehe sie eine innere Faserschicht bilden. Auf der dritten Stufe, welche am weistesten verbreitet ist (**439**), bildet die Retina ein einschichtiges Epithel; der proximale, in die Nervenfaser übergehende Teil jeder Sehzelle umschließt den großen Kern, während der dem Pigment zugekehrte Abschnitt ein knäuelartiges Gebilde (*kl*) enthält, welches durch Fasern (*pf*) mit dem Basalteil zusammenhängt. Zwischen beide schiebt sich ein stark färbbares Knöpfchen (*kn*). Die Deutung dieses Apparats als eine Art Stäbchen erscheint sehr zweifelhaft, selbst wenn jene Fasern Primitivfibrillen sein sollten, welche mit der Nervenfaser zusammenhängen. Eher könnte man an ein Phaosom nach Art der Hirudineen und Regenwürmer denken. Eine bindegewebige Basalmembran (*bm*), die sich zwischen die Sehzellen fortsetzt, trennt diese von der Pigmentschicht, ist aber vielleicht nur ein Teil von letzterer. Ueber die Ontogenie dieser merkwürdigen Sehorgane ist wenig bekannt, aber man wird annehmen dürfen, daß die Sehzellen in die Tiefe verlagerte Ectodermzellen sind, während das Pigment bindegewebigen Ursprungs ist. Nach HIRASAKA soll auch die eine sehr große Zelle, welche zuerst als Linse dient, an der Basis in eine Nervenfaser übergehen, also ursprünglich sensibler Natur sein. Ich stehe dieser Angabe skeptisch gegenüber. Es spricht nichts dafür, daß diese Augen nach Art derjenigen der Wirbeltiere durch Einstülpung einer Augenblase angelegt werden. Die Augen einer Gruppe scheinen

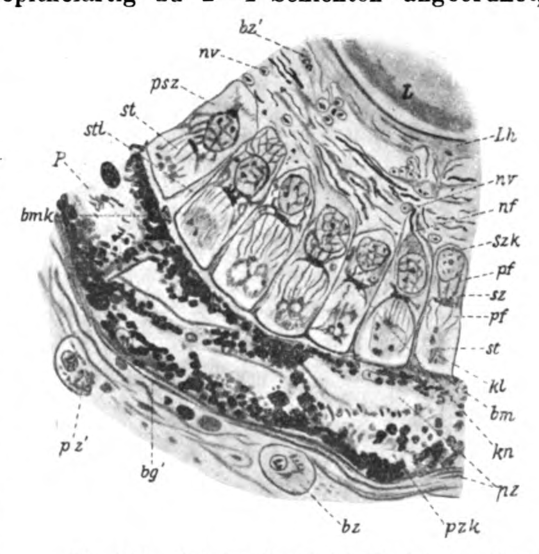


Fig. **439**. Schnitt durch die Retina von *Oncidium verruculatum* nach STANSCHINSKY. $^{1000}/_{1}$. *nf* Nervenfibrille, *nv* Nervenfaser, *st* Stäbchen, *szk* Retinazellenkern, die übrigen Bezeichnungen wie in **438**.

durch Teilung zu entstehen. Ihre biologische Bedeutung ist noch unklar. An Stelle der etwas phantastischen Vorstellung, daß sie die am Strande umherspringenden *Periophthalmus*-Fische erkennen sollen, um diese durch einen Sprühregen von Drüsensekret fernzuhalten, läßt sich die Vermutung äußern, daß sie die Tiere innerhalb der Gezeitenzone festhalten, weil sie als Lungenatmer nicht längere Zeit unter Wasser leben können. Geraten sie einmal einige Fuß unter Wasser, so finden sie mit Hilfe der Rückenaugen den Weg nach oben. Dieselbe Funktion dürften die in der Dorsallage und in der Vielzahl ihnen gleichenden

Schalenaugen der Chitonen

haben. Die Placophoren leben, wie die Oncidien, überwiegend in der Gezeitenzone, sind aber Algenfresser und mit zahlreichen Mantelkiemen versehen. Es ist daher anzunehmen, daß ihre Rückenaugen außer dem ebengenannten Zwecke dazu dienen, sie aus trübem, durch Sand oder Schlamm verunreinigten Wasser fernzuhalten, weil sich hier wenig Gelegenheit zum Abweiden von Algen findet, und die Atmungsorgane leicht verschmutzen. Diese hinsichtlich ihrer Lage im ganzen Tierreich wohl einzig dastehenden Schalenaugen sind ohne Zweifel aus den Makrästheten (vgl. S. 24) hervorgegangen, wobei sie sich nach zwei verschiedenen Richtungen entwickelten, die wir als extra- und intrapigmentäre unterscheiden können. Wie wir früher betonten (S. 401), sind die Makrästheten schon lichtempfindlich, woraus sich ihre Differenzierung zu Linsenaugen erklärt. Nach ihrem Bau muß man sie auch für druckempfindlich, wie die Mikrästheten, halten, sie besitzen also vermutlich 2 verschiedene Sinneszellen. Bei den extrapigmentären Schalenaugen (**10**) liegt das Pigment (*8*) außerhalb des eigentlichen Organs in dem Tegmentum (*6*) der Schale und wird von besonderen Epithel-

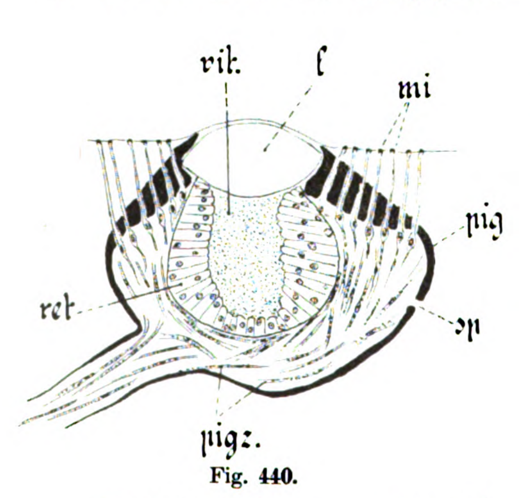


Fig. 440.

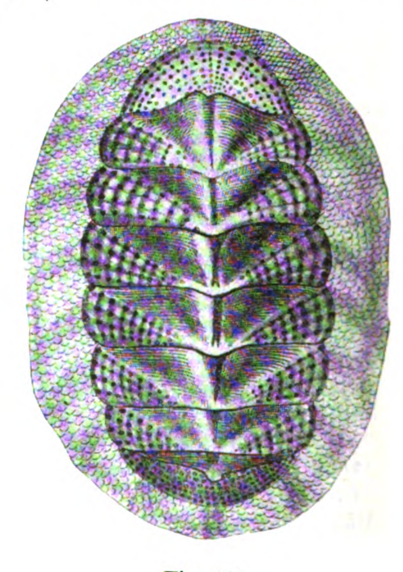


Fig. 441.

Fig. 440. Schalenauge von *Schizochiton incisus* nach PLATE. *l* Linse, *mi* Mikrästhet, *pig* Pigmentbecher, *pigz* Pigmentzellen, *ret* Retina, *vit* Glaskörper.

Fig. 441. Habitusbild eines tropischen *Chiton* mit zahlreichen Schalenaugen, aus Voyage de l'Astrolabe.

zellen (*7*) ausgeschieden, die sehr lang ausgezogen sind und von der ästhetenbildenden Kante des Mantels entspringen. Aus der Abbildung erhellt die Uebereinstimmung des Auges mit den Makrästheten: die Linse ist aus der Scheitelkappe (*2*) hervorgegangen, während die Retinazellen (*4*) den wohl gleichzeitig sensiblen Drüsenzellen (*9*) entsprechen und auch die Linse ausscheiden. Sie gehen an ihrer Basis in die Nervenfasern über, welche sich zusammen bis zu den Nerven des Mantels und damit bis zu den pleurovisceralen Marksträngen verfolgen lassen (vgl. I, **434**, S. 443). Da diese Sinnesorgane von der sie erzeugenden Mantelkante allmählich abrücken, tritt der Faserstrang mit den Nervenfasern, Pigmentzellen und anderen Füllzellen seitlich an das Auge heran. Nach Nowikoff schiebt sich zwischen Retina und Linse noch ein faseriger Glaskörper ein, ein Verhalten, welches ich nur bei *Schizochiton incisus* (**440**) gefunden habe, und es sollen zwischen den eigentlichen Sehzellen, die einen besonderen „Binnenkörper" enthalten, schmale Stützzellen vorkommen, denen die Ausscheidung des Glaskörpers zugeschrieben wird. Derartige Schalenaugen finden sich nur bei den auch in anderen Organen besonders hoch differenzierten Subfamilien der Toniciinen und Liolophurinen, zu denen viele Arten aus warmen Meeren gehören. Die Augen treten stets in großer Zahl auf und verteilen sich auf die erste und die letzte Schale und die Seitenfelder der mittleren Schalen, wobei sie in Reihen angeordnet sind, die sich mit dem Wachstum des Tieres spalten. Es lassen sich drei Typen der Anordnung feststellen, welche zugleich eine phyletische Reihe bilden (**442**). Bei dem *Schizochiton*-Typus (1) bilden die Augen eine Reihe längs der Diagonallinie. Hierher nur *Sch. incisus*, welcher ungefähr 360 Augen hat, und die Gattung *Lorica*. Vorübergehend wird dieses Stadium von den Jugendformen der beiden nächsten Typen durchlaufen. Beim *Tonicia*-Typus (2) bilden die Augen einen mehrreihigen Streifen, der bei verschiedenen Arten verschieden breit wird. Beim *Acanthopleura*-Typus (3) kommt hierzu ein schmaler mehrreihiger Streifen am Hinterrand des Seitenfeldes der Schale. *Ac. echinata* besitzt bei mäßiger Schätzung über 8000 unversehrte Schalenaugen und dazu noch sehr viele, die durch Pilze und andere Parasiten der Schalen mehr oder weniger zerstört sind. Die intrapigmentären Schalenaugen sind bis jetzt bekannt von *Callochiton laevis* und *puniceus* und von *Chiton subfuscus* und *cummingsi*. Sie liegen in einem Makrästheten seitlich neben und kurz hinter dessen Scheitelkappe und bestehen aus einem Pigmentbecher, in den sich anscheinend eine oder

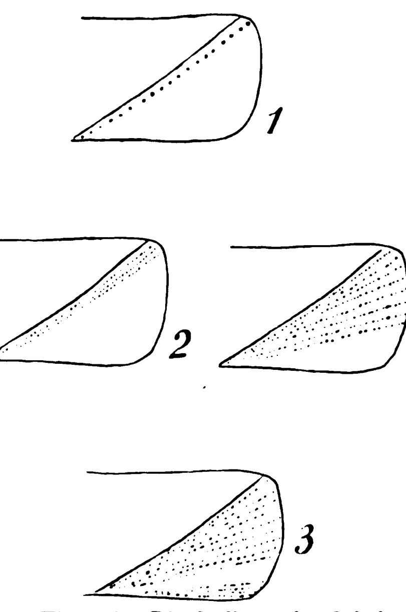


Fig. **442**. Die Stellung der Schalenaugen auf den Seitenfeldern der Mittelschalen bei verschiedenen Chitonen, nach Plate. 1 *Schizochiton*, 2 *Tonicia calbucensis* links, *T. lineolata* rechts, 3 *Acanthopleura*.

mehrere invertierte Sehzellen einsenken. Davor liegt eine Linse, welche bei *Callochiton* aus dem Tegmentum, bei *Chiton*-Arten aus einer besonderen Zelle hervorgeht. Die feineren Verhältnisse dieser winzigen Augen bedürfen noch weiterer Untersuchung. Die Chitonenlarven besitzen 2 Augen außerhalb des Velums, die noch nicht näher untersucht worden sind, aber vermutlich invertierte Pigmentbecherocellen darstellen. Die Augen der

m) Lamellibranchier

zeigen recht verschiedene Verhältnisse, indem neben primitiven Becheraugen (Filibranchier, *Lima*) zusammengesetzte Fächeraugen bei *Arca* und recht komplizierte invertierte Augen bei den springenden *Cardium* und den schwimmenden *Pecten*-Arten vorkommen. Bei den auf niedrigster phyletischer Stufe stehenden Protobranchiern (*Nucula*, *Yoldia*) sind Sehorgane nicht vorhanden, so daß die bei zahlreichen Filibranchiern (Mytiliden, Arciden, *Anomia*) und einigen Pseudolamellibranchiern (*Avicula, Perna*) sowohl bei den Larven wie auch bei den Erwachsenen vorhandenen 2 Kopfaugen als Neuerwerbungen und nicht als ein Erbteil schneckenartiger Vorfahren anzusehen sind. Ihre Lage ist sehr eigentümlich. Sie sitzen am Grunde des vordersten Fadens der inneren Kiemenreihe, so daß sie von der äußeren Reihe und von der Schale verdeckt werden und daher nur wenig Licht empfangen können. Trotzdem funktionieren sie noch, was daraus hervorgeht, daß sie bei Arciden und Mytiliden der Tiefsee verschwunden sind, und daß bei *Anomia* und *Meleagrina* von den 2 larvalen Augen nur dasjenige der linken Seite sich erhält, weil die Tiere auf der rechten Schale aufliegen und daher das rechte Auge vom Lichte abgewandt ist. Fig. **443** gibt ein Bild eines solchen Becherauges von *Modiolaria marmorata:* die Linse (*Li*) hängt mit der Cuticula des benachbarten Kiemenepithels zusammen und ist als eine cuticulare Bildung anzusehen, welche durch Sekretfäden mit den pigmentierten Sehzellen verbunden ist. Stiftchen oder Stäbchen sind bis jetzt nicht nachgewiesen. Bei *Mytilus minimus* ist die Bildung einer Linse noch nicht deutlich, sondern der Becher wird nur wie bei *Patella* von einer homogenen Sekretmasse eingenommen. Bei *Lima squamosa* (**444**) und *excavata* finden wir auf etwas höherer Stufe stehende Becheraugen, die freilich mit den Kiemenaugen nicht homologisiert werden können, da sie am Mantelrande zwischen den Tentakeln in größerer Zahl (15) sitzen. Ihr Erwerb hängt wohl mit dem Schwimmvermögen dieser Tiere zusammen. An der Mündung sind die Augen kreisartig eingeschnürt, und die Retina besteht aus pigmenthaltigen Sekretzellen, welche die Glaskörpermasse (*emp*) ausscheiden, und aus hellen Sehzellen, welche

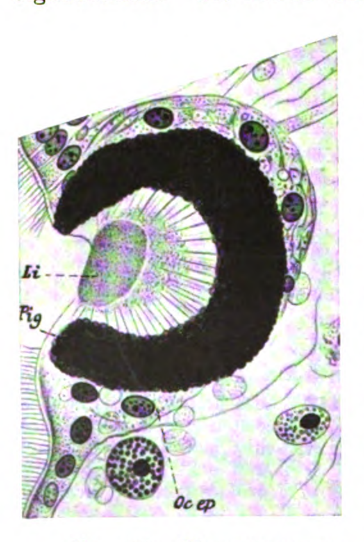


Fig. **443**. Kiemenauge von *Modiolaria marmorata* nach List. *Li* Linse, *Pig* Pigment, *Cut* Cuticula, *Kep* Kiemenepithel, *Oc.ep* Retina.

mit einem kolbenförmigen Stäbchen (*stb*) in die Sekretmasse eintauchen. Sie werden von einer Neurofibrille durchzogen, die im Stäbchen mit einer Verdickung endet und proximal in die Nervenfaser übergeht. Der Opticus entspringt aus dem Ringnerven des Mantels.

Die Komplex- oder Fächeraugen der festgehefteten *Arca noae* und der freibeweglichen *Pectunculus*-Arten erinnern in vieler Hinsicht an die Kiemenaugen von *Branchiomma* (**411**). Sie sitzen am Mantelrand und zwar da, wo der mittlere Teil desselben der Unterlage zugekehrt ist, nur vorn und hinten. Bei *Arca* können gegen

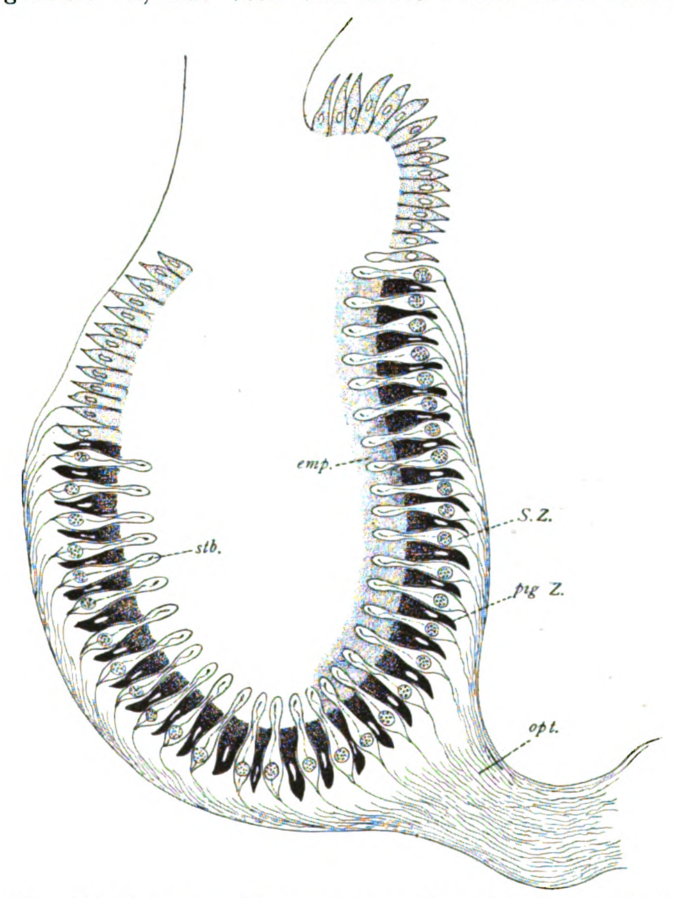


Fig. 444. Mantelauge von *Lima squamosa*, schematisiert, nach HESSES Angaben aus KÜPFER. *emp* Emplem, Glaskörper (nur rechts angedeutet), *stb* Stäbchen, *SZ* Sehzelle, *pigZ* Pigmentzelle, *opt* Sehnerv.

100 Augen an jedem Mantelsaum vorkommen, welche verschieden groß sind und aus 10—80 Einzelaugen (Ommen) bestehen. Jedes derselben (**445**) wird von einer Sehzelle und einer Scheide von Pigmentzellen gebildet, welche beide verlängerte Epithelzellen sind. Die Sehzelle beginnt distal mit einer konvex-konkaven cuticularen Kappe (*cu*), welcher sich der Zellkern dicht anlegt. In dem darauf folgenden durchsichtigen Protoplasma liegen grobkörnige Massen in bestimmter Anordnung (*diop. ap.*); ob sie aber eine dioptrische Bedeutung haben, ist

zweifelhaft. Die Nervenfaser durchzieht den basalen Zellabschnitt und soll hier dicht mit rechtwinklig zu ihr gestellten Stiftchen, also mit einem inneren Stiftchensaum, besetzt sein. Die zur optischen Isolierung dienenden Pigmentzellen bilden um jede Sehzelle eine eigene Hülle; es kann aber vorkommen, daß eine Zelle 2 benachbarten Pigmentzellen angehört. Gewisse Fasern zwischen beiden Zellsorten bedürfen noch der Aufklärung. Durch die Verlagerung der rezipierenden Elemente in die Tiefe der Sehzellen wird bewirkt, daß nur mit der Zellachse parallele Strahlen zur Wirkung kommen.

Sehr komplizierte invertierte Augen finden sich am Mantelrand mancher Arten der Gattungen **Cardium** und *Pecten*. Bei ersterer Gattung sitzen sie auf der Spitze kleiner Tentakeln (**446**), die außerdem noch ein zur chemischen Sinneswahrnehmung dienendes „Haarsinnesorgan" (*si.ha.*) tragen und in größerer Anzahl auf den Siphonen und neben ihnen wurzeln. Bei dem sehr großen *Cardium muticum* sind etwa 200

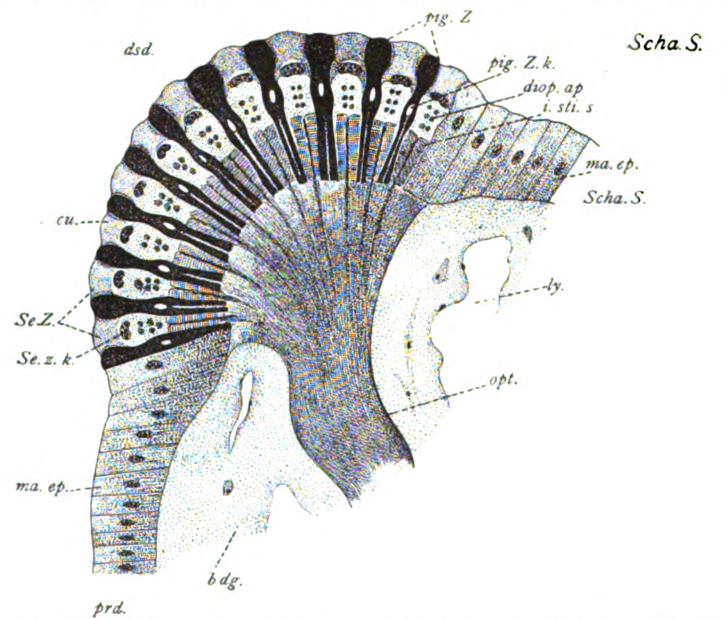


Fig. 445. Komplex- oder Fächerauge vom Mantelrande von *Arca noae* nach Küpfer. *dsd* distad, *prd* proximad, *Scha.S* Schalenseite, *bdg* Bindegewebe, *cu* linsenartige Cuticula, *diop.ap* dioptrischer Apparat, *i.sti.s* innerer Stiftchensaum, *ly* Lymphraum, *ma.ep* Mantelepithel, *opt* Opticus, *pig.Z* Pigmentzellen, *pig.Zk* Kern der Pigmentzelle, *Se.Z* Sehzelle, *Se.z.k* deren Kern.

Tentakeln vorhanden, von denen die Hälfte Augen tragen, die einen Durchmesser von 300 μ erreichen können. Bei *Cardium edule* sind die Augen einfacher gebaut als bei *muticum* und fehlen bei manchen Arten dieser Gattung vollständig. Bei *C. muticum* folgt auf die Cornea eine große Linse (*li*), deren schmale Zellen nach hinten zu breiter und wasserreicher werden und so ohne scharfe Grenze in den sog. Glaskörper (*Gl.k.*) übergehen. Der mit vielen dunkelbraunen Farbstoffen gefüllte Pigmentbecher ist nach Weber vorn dickwandiger als hinten, was in Fig. 446 nicht richtig wiedergegeben ist. Er wird von einer dünnen bindegewebigen und weiter nach außen von einer muskulösen Hülle umgegen, welche vielleicht durch Veränderung der Linsen-

form eine Akkommodation bewirkt. Der Pigmentbecher wird hinten durchsetzt vom Opticus, welcher sich in mehrere Aeste spaltet, welche die Retina umgreifen und unter Einschaltung einiger Ganglienzellen (*g. z.*) in die Sehzellen von vorn übergehen. Diese haben also eine invertierte Lage. Der eigentliche Zellkörper trägt einen dunklen Kolben, das Stäbchen, und beide Abschnitte werden von der Neurofibrille (*ax.fi*) durchzogen. Die benachbarten Zellen und Stäbchen schließen eng aneinander. Die darauf nach hinten folgende Schicht von kubischen Stützzellen (die sog. Chorioidea) schiebt sich zwar etwas zwischen die Stäbchen, aber nicht in dem Maße, wie es in dem Schema dargestellt ist. Das sog. Tapetum (*tap*) ist eine faserige Schicht, welche nach

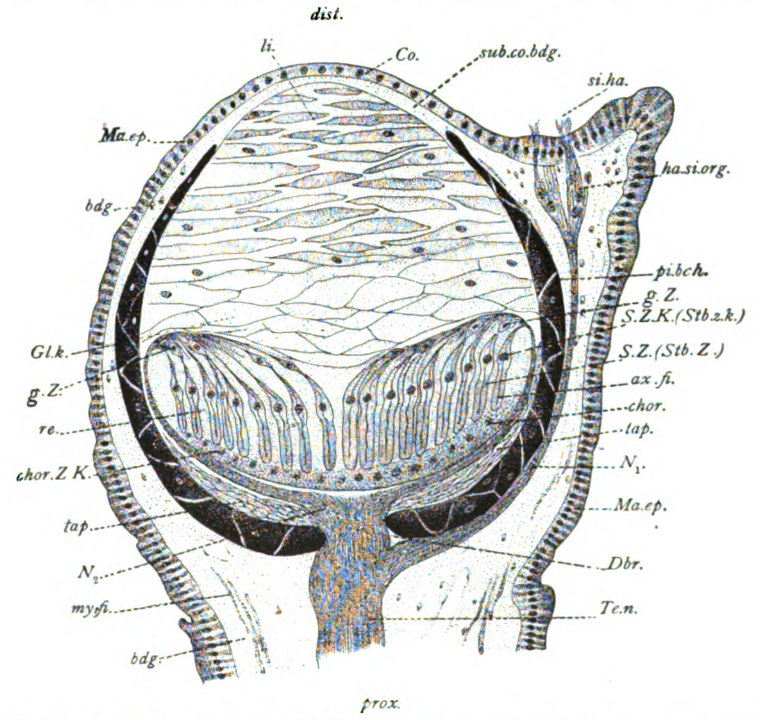


Fig. 446. Medianschnitt durch das Mantelauge von *Cardium muticum*, schematisiert, nach WEBER (die Sehzellen schließen eng aneinander und der Pigmentbecher ist vorn dicker als hinten). *ax.fi* Axialfibrille, *bdg* Bindegewebe, *chor* sog. Chorioidea, *chor.Z.K* deren Kerne, *Co* Cornea, *Dbr* Durchbruchstelle des Opticus, *dist* distal, *Gl.k* Glaskörper, *g.Z* Ganglienzellen, *g.Z.K* deren Kerne, *ha.si.org* Haarsinnesorgan, *li* Linse, *my.fi* Muskelfibrillen, *Ma.ep* Mantelepithel, N_1 Nerv zum Haarsinnesorgan, N_2 Opticus, *pi.bch* Pigmentbecher, *prox* proximal, *re* Retina, *si.ha* Sinneshaare, *sub.co.bdg* subcorneales Bindegewebe, *S.Z* Sehzelle, *S.Z.K* deren Kern, *tap* Tapetum, *Te.n* Tentakelnerv.

WEBER zu den Pigmentzellen gehört und von diesen auch stellenweise durchsetzt wird. Sie bedarf noch der Aufklärung. Linse, Glaskörper, Sehzellen und Chorioidea entstehen aus abgeschnürten Epidermiszellen, während die Pigmentzellen und das Tapetum mesodermalen Ursprungs sind. *C. edule* und das augenlose *C. tuberculatum* sehen nicht einen ihnen genäherten Stab, sind aber für Lichtreize und besonders für Beschattung empfindlich.

Bei **Pecten** sitzen am Mantelrand zwischen zahlreichen langen Tentakeln, welche überall pigmentiert sind, viele helle kleine Fortsätze mit einem großen Auge. Dieses erscheint bei schwächerer Vergrößerung als ein dunkelbrauner Pigmentring mit stark vorspringender Cornea. Bei *Spondylus* ist das Auge in allen wesentlichen Verhältnissen ebenso gebaut wie bei *Pecten*, aber es ist kleiner und sitzt auf einem kürzeren Stielchen. Wie ein Vergleich der Fig. **447** mit **446** erkennen läßt, hat das *Pecten*-Auge eine große Aehnlichkeit mit demjenigen von *Cardium*, was bei der sonstigen Verschiedenheit beider Gattungen nur als Homoiologie gedeutet werden kann. Der Hauptunterschied besteht darin, daß

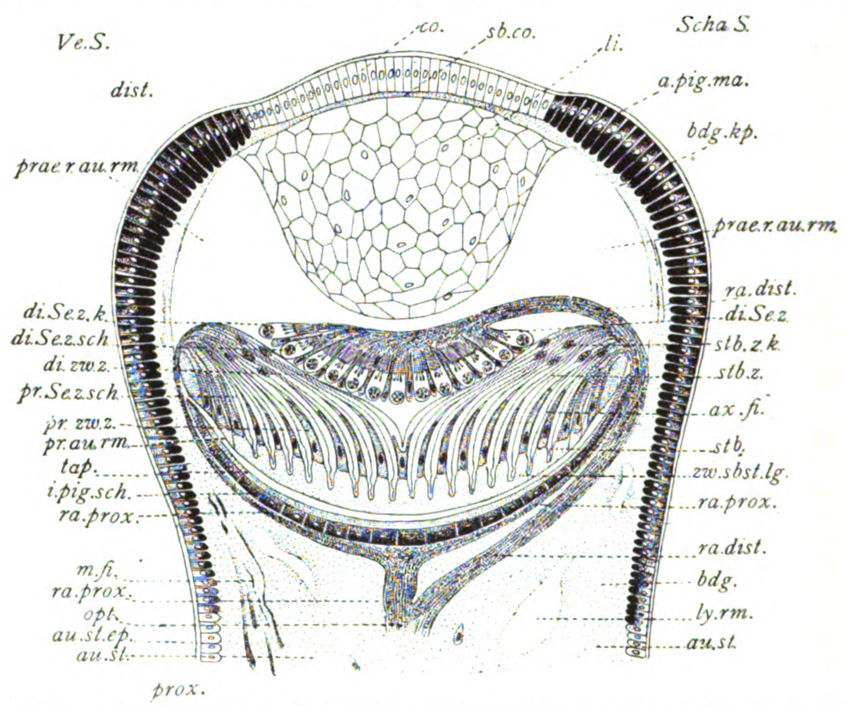


Fig. 447. Medianer Durchschnitt durch das Mantelauge von *Pecten*, schematisch nach KÜPFER. *dist* distal, *prox* proximal, *Scha.S* Schalenseite, *Ve.S* Velarseite, *a.pig.ma*, *i.pig.ma* äußerer, innerer Pigmentmantel, *au.st* Augenstiel, *au.st.ep* dessen Epithel, *ax.fi* axiale Fibrille, *bdg* Bindegewebe, *co* Cornea, *di.Se.z* distale Sehzelle, *di.Se.z.k* deren Kern, *di.Se.z.sch* distale Sehzellenschicht, *di.zw.z* distale Zwischenzellen, *li* Linse, *ly* Lymphraum, *m.fi* Muskelfibrille, *opt* Opticus, *pr.Se.z* proximale Sehzelle, *prae.r.au.rm* präretinaler Augenraum, *pr.au.rm* proximaler Augenraum, *ra.dist*, *ra.prox* Ramus distalis, proximalis, *sb.co* Subcornea, *stb* Stäbchen, *stb.z* Stäbchenzelle, *tap* Tapetum, *zw.sbst.lg* Zwischensubstanzlage.

die Kammuschel eine äußere und eine innere Pigmentschicht und zwei Lagen von Sehzellen besitzt. Die äußere Pigmentschicht gehört dem Epithel des Augenstiels an und läßt nur die gewölbte und in der Mitte aus besonders hohen Zellen gebildete Cornea frei. Das innere Pigment (*i.pig.sch*) umgreift als flache Schüssel die Retina, wird aber nicht, wie bei *Cardium*, von dem Opticus durchbrochen. Dieser zerfällt in einen Ramus proximalis, welcher nach außen vom Pigment nach vorn zieht zu den hinteren Sehzellen, und in einen R. distalis für die vorderen

Sehzellen. Vermutlich dienen die distalen, der Linse näheren Sehzellen zum Sehen in die Ferne, die proximalen zum Nahsehen. Ihre Unterschiede im feineren Bau machen es aber wahrscheinlich, daß noch andere physiologische Differenzen vorliegen. Die bindegewebige Hülle unter dem äußeren Pigmentepithel bildet hinter der Cornea eine dünne Lamelle, die Subcornea (*sb.co*), an die sich nach hinten die bikonvexe, aus großen hellen polygonalen Zellen gebildete Linse anschließt. Der präretinale Augenraum ist ein gewebefreier, vermutlich von Blut erfüllter Lymphraum, wie solche auch weiter nach hinten im Stiel vorkommen. Die distalen Sehzellen (*di. Se.*) verschmälern sich proximal und gehen hier in eine Nervenfaser über, deren Fibrillen im basalen Drittel der Zelle nebeneinander verlaufen und hier frei enden. Man nennt diese Zellen daher auch wohl Bürstenzellen. Sie sind früher als Flimmerzellen gedeutet worden. Der große Kern liegt im distalen Zellende und, da die Zellen invertiert sind, nach hinten von dem inneren Stiftchensaum. Zwischen diesen Zellen liegen Zwischenzellen (*di.zw.z*), welche nicht in eine Nervenfaser auslaufen und daher als Stützelemente anzusehen sind. Die viel größeren proximalen Sehzellen werden auch Stäbchenzellen (*stb.z*) genannt, weil sie mit einem kolbenförmigen, in der Richtung der Sehachse liegenden Stäbchen abschließen, während der basale Abschnitt nach außen umbiegt. Sie werden in ganzer Länge von einer Neurofibrille durchzogen (**429** C). Zwischen diesen schlanken Gebilden schieben sich fadenförmige Zwischenzellen ein, von denen häufig nur die Kerne zu erkennen sind. Die Stäbchen tauchen in eine „Zwischensubstanz" ein, welche anfangs zellig ist, später kernlos und homogen wird. Auf der Innenfläche der inneren Pigmentschicht breitet sich ein stark lichtbrechendes Tapetum (*tap*) aus, welches aussieht, als ob es sich aus dünnen Blättchen aufbaut. Nach HESSE enthält es einen Kern und ist daher als eine eigentümliche Zelle anzusehen. Sie dient zur Reflexion und dadurch zur vermehrten Reizung der Stäbchen. Ein an den Präparaten stets beobachteter schmaler Spaltraum zwischen Tapetum und Zwischensubstanz ist wohl Kunstprodukt.

Die frühere Auffassung, daß ontogenetisch das *Pecten*-Auge wie dasjenige der Wirbeltiere sich anlegt, indem eine ectodermale Augenblase sich einstülpt und aus ihrer vorderen Lage die doppelschichtige Retina, aus der hinteren den Pigmentbecher hervorgehen läßt, hat sich nicht bestätigt. Nach KÜPFER treten frühzeitige Ectodermzellen auf und wandern als erste Anlage der Retina in die Tiefe. Zuerst entstehen aus ihnen die distalen Sehzellen und ordnen sich epithelartig an. Ihre Randzellen werden zu den proximalen und schieben sich nach innen und hinten vor die zuerst angelegten. Die Linse ist mesodermalen Ursprungs und geht aus Bindegewebszellen hervor, die in die Augenpapille einwandern. Tapetum, innere Pigmentschicht und Zwischensubstanz sind wahrscheinlich ebenfalls mesodermale Bildungen. Die Augen sind auf frühen Stadien so gestellt, daß ihre optische Achse senkrecht zum Augenstiel und zur Schale steht. Sie beschreiben dann eine allmähliche Drehung um 90°, wodurch diese Achse mit derjenigen des Augenstiels zusammenfällt. Hand in Hand damit spaltet sich der anfangs einheitliche Opticus in zwei Aeste. Die Zahl der Augen nimmt während des Gesamtwachstums beständig zu, so daß alte Tiere des sehr großen *Pecten tenuicostatus* 100 Augen an jedem Mantelrand haben können, während der mittelgroße *P. jacobaeus* 40—60, der kleine *P. opercularis* 20—40 aufweist. Die ungleichschaligen Arten haben

an dem nach oben gekehrten Mantelrand (meist dem linken) zahlreichere und größere Augen als an dem unteren.

n) Cephalopoden.

Bei den primitiven Tetrabranchiaten (**Nautilus**) steht das Auge auf so viel einfacherer Stufe als bei den Dibranchiaten, daß jede Gruppe eine besondere Schilderung erheischt. Das Auge von *Nautilus* sitzt jederseits am Kopf und ist im Vergleich mit den höheren Tintenfischen sehr klein (vgl. I, **470**, *oc*). Es ruht auf einem Stiel (**450** A, *a*), welcher die zahlreichen Bündel des Sehnerven (**448**) umschließt und durch Muskeln etwas verkürzt, aber sonst nicht bewegt werden kann. Das Auge ohne Stiel hat etwa eine Höhe von 25 mm und eine Breite von 24 mm. Die etwas nach außen gewölbte Vorderfläche wird von einer Oeffnung durchbrochen, die bei wenig Licht einen Durchmesser von 2,5 mm hat, aber bei starker Belichtung bis auf einen schmalen Schlitz zusammengezogen werden kann. Es muß also in der vorderen Augenwand ein anatomisch noch nicht nachgewiesener Sphinkter vorhanden sein. Die Oeffnung führt in eine etwa 14 mm tiefe Augenhöhle, welche mit Seewasser gefüllt ist und keinerlei lichtbrechenden Apparat enthält. Das Auge steht also, wie bei *Patella* und *Mytilus*, auf der Stufe einer offenen Grube, erhebt sich aber durch die kontraktile Pupille zu hoher Leistungsfähigkeit. Eine weitere Besonderheit ist eine Rinne mit starkem Flimmerepithel (**450** C, *b*), welches von der Pupille ventralwärts zum Rand der

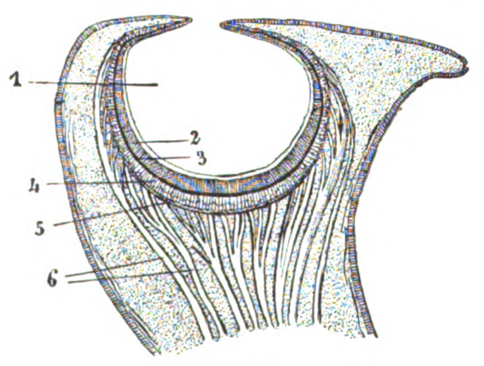


Fig. 448.

Fig. 448. Auge von *Nautilus* nach HENSEN. *1* Augenhöhle, *2* Stäbchenschicht, *3* Pigmentschicht, *4* Schicht der Kerne der Sehzellen und Stützzellen, *5* Zone der Bindegewebszellen, *6* Aeste der Sehnerven.

Fig. 449. Längsschnitt durch die Retina von *Nautilus* nach MERTON, schematisch. *bm* Basalmembran, *bz* Bindegewebszelle, *gm* Grenzmembran, *lf* Stützfaser der Limitanszelle, *lfk* deren Aufsplitterung und Uebergang in *lm* Limitansschicht, *ns* Kern der Sehzelle, *nl* Kern der Limitanszelle, *phs* Phaosom, *szpr*, *szd* proximaler, distaler Teil der Sehzelle, *zs* Zwischensubstanz.

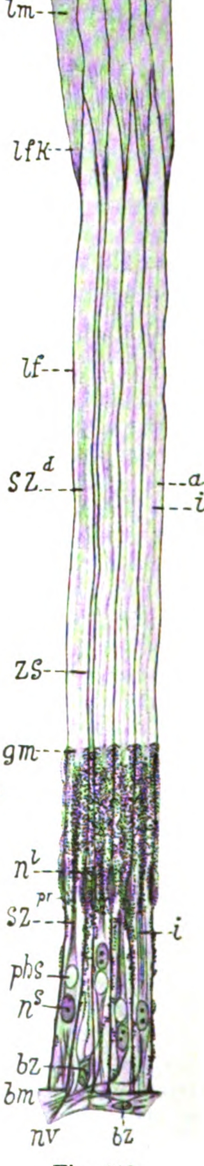


Fig. 449.

Vorderseite verläuft und wohl dazu dient, etwa eingedrungene Schmutzteile aus dem Auge herauszuschwemmen. Der Ventralrand der Vorderseite wird von einer niedrigen Hautfalte (C, *b*) umfaßt, deren Bedeutung nicht klar ist. Die Innenseite der Vorderfläche ist tiefschwarz, während die die ganze Augenhöhle auskleidende Retina grau erscheint, da ihre basale Pigmentlage von einer pigmentfreien Stäbchenschicht überdeckt ist, welche ungefähr doppelt so hoch ist (**448**, **449**). Die aus dem Ganglion opticum des Gehirns entspringenden Nervenbündel spalten sich in viele Fasern, welche durch zahlreiche Poren der Basalmembran (**449** *bm*) zu den Sehzellen gelangen. Außer von einigen Muskeln wird das Auge nur von Bindegewebe umgeben. Eine Knorpelkapsel und eine Argentea fehlen. Es treten auch keine Blutgefäße in die Retina.

Die Retina setzt sich aus Sehzellen (*sz*) und Stützzellen, sog. Limitanszellen zusammen. Daneben kommen jederseits der Basalmembran einige Bindegewebszellen (*bz*) vor, es fehlen aber Ganglienzellen. Die Stützzellen sind sehr lange Elemente, welche von einer

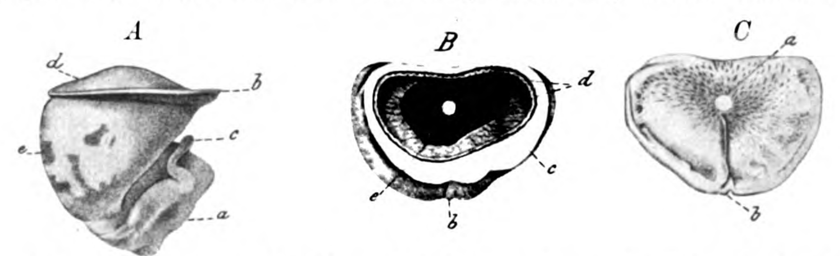


Fig. 450. Auge von *Nautilus* nach HENSEN. **A** von der Seite. *a* der Stiel, *b* der membranöse Rand, *c* Augententakel, *d* Ort der Pupille, *e* Epithelreste. **B** Vorderfläche des Auges, von hinten und innen gesehen. **C** von vorn gesehen. *a* Pupille, *b* Augenrinne, *c* Augenhülle, *d* Durchschnitt der Retina, *e* künstlich erzeugter Fleck in der Pigmenthaut.

Stützfaser (*lf*) durchzogen werden, die sich am distalen Ende kegelförmig aufspaltet und in die homogene Limitans (*lm*) übergeht. Die Basalmembran und die den pigmentierten Teil nach vorn abschließende Grenzmembran (*gm*) scheinen durch seitliche Verlängerungen der Stützfaser gebildet zu werden. Die Stützzellen sind bis zur Grenzmembran dicht pigmentiert. Die zwischen ihnen liegenden Sehzellen sind an der Basis pigmentfrei und enthalten hier außer dem Kern einen glänzenden Binnenkörper (Phaosom?). Bis zur Grenzmembran führen sie darauf ebenfalls Pigment; weiter nach außen verschmälern sie sich zu dem sog. Stäbchen, einer Röhre mit zentraler Neurofibrille, welche sich fast bis zur Limitans verfolgen läßt. Die Stäbchen liegen eingebettet in einer „Zwischensubstanz" und sind ohne Zweifel die rezipierenden Elemente. Ein Vergleich mit der Retina der höheren Tintenfische (**463**) lehrt, daß sie bei *Nautilus* noch insofern primitiver gebaut ist, als die Körper der Sehzellen noch nicht unter das Niveau der Basalmembran gerückt sind.

Die Augen der dibranchiaten Tintenfische sind von bedeutender Größe. Dies gilt besonders für diejenigen der Decapoden, welche etwas größer sind als diejenigen der Octopoden. Ich gebe hier nach BEER von einigen Arten die Körperlänge und die Augenlänge in cm an: *Todarodes veranyi* 14 : 1,8; *Sepiola rondeleti* 8,5 : 1; *Sepia officinalis* 26 : 3; *Loligo vulgaris* 24 : 1,8; *Octopus vulgaris* 56 : 1,7; *Eledone*

moschata 42 : 1,6. Bei den Zehnfüßlern übertrifft das Auge meist $^1/_{10}$ der Körperlänge, während es bei den Achtfüßlern $^1/_{20}$ — $^1/_{30}$ dieser Länge mißt. Da die Octopoden im allgemeinen primitiver sind als die Decapoden, so hat die Größe der Augen im Laufe der Stammesgeschichte zugenommen. Fig. **451** zeigt die durchsichtige pelagische *Sepiola rondeleti*, bei der die Größe der Augen besonders auffällt. Sie können hier $^1/_4$ des Körpergewichts erreichen. Bei einem zehn-

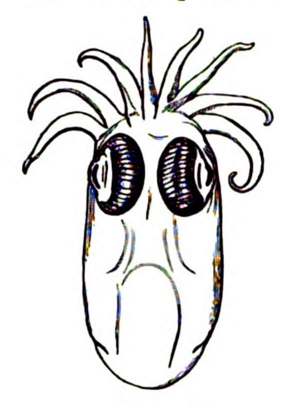


Fig. 451.

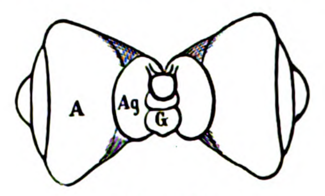


Fig. 452.

Fig. 451. *Sepiola rondeleti*, nat. Gr., um die Größe der Augen zu zeigen. Nach Beer.

Fig. 452. Gehirn und Augen eines 16 cm langen *Todarodes veranyi* nach Beer. *A* Auge, *Ag* Augenganglion, *G* Gehirn.

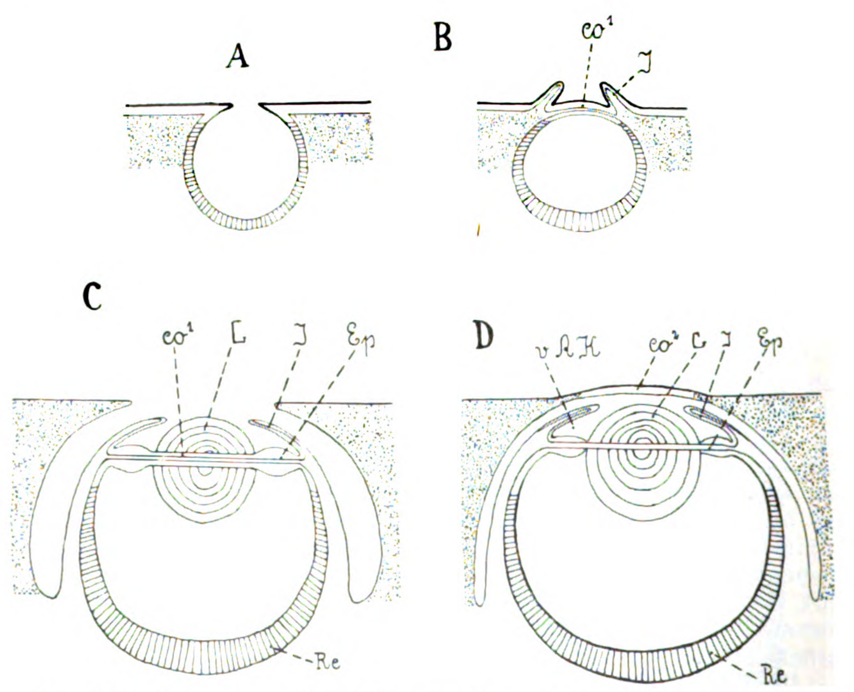


Fig. 453. Schemata zur Entwicklung des Auges der dibranchiaten Cephalopoden. **A** erste Anlage (*Nautilus*-Stadium). **B** Abschnürung der Augenblase und Anlage der Iris. **C** Schema des Oegopsidenauges (*Ommastrephes*). **D** Schema des Myopsidenauges mit geschlossener vorderer Augenkammer, aber noch ohne Lidfalten. co^1 primäre Cornea, co^2 sekundäre, bleibende Cornea, *J* Iris, *L* Linse, *Ep* Epithelkörper, *Re* Retina, *vAK* vordere Augenkammer. Körperhaut punktiert. Orig.

füßigen Riesentintenfisch von 10 m Armlnge hatäte das Auge einen Durchmesser von 37 cm und stellte damit das größte überhaupt bekannte Sehorgan dar. Aus der Größe der Augen erklärt es sich auch, daß die Augenganglien viel größer sind als das Gehirn (**452**). Die Augen sitzen bei den Decapoden an den Seiten des Kopfes, bei den Octopoden etwas mehr gegen den Rücken zu.

Ihr komplizierter Bau wird am leichtesten verständlich an der Hand der Entwicklungsgeschichte (**453**). Nachdem das Stadium des offenen *Nautilus*-Auges (*A*) durchlaufen und die Augenblase (*B*) gebildet ist, erhebt sich um die Vorderwand eine Ringfalte, die Iris (*I*). Es erfolgt dann die Bildung der Linse in einer in der ganzen Tierreihe einzig dastehenden Weise, indem deren vordere Calotte von dem Hautepithel, die größere hintere Halbkugel von dem vorderen Epithel der Augenblase ausgeschieden wird. Die Linse ist also zweiteilig und wird anfänglich durchzogen von zwei zarten Epithelien. Auf dem Stadium C bleiben unter den Decapoden die sämtlichen Oigopsiden[1]) (*Loligopsis, Ommastrephes, Corynomma* [**457**] *Calliteuthis, Histioteuthis* etc.) und von den Myopsiden[1]) die Gattung *Spirula* dauernd stehen, ferner von den Octopoden die Gattungen *Bolitaena, Eledonella* und *Amphitretus* (**459**, **460**). Dabei liegt das Auge in einer tiefen Hauttasche, durch deren






Fig. 454. Fig. 455.

Fig. 454. Lidspalte von *Eledone* und *Octopus*, offen und geschlossen, nach Hess.
Fig. 455. Lidspalte von *Sepia*, offen und geschlossen, nach Hess.

weite Oeffnung das Seewasser eindringt. Die Linse ragt mehr oder weniger weit aus der runden Irispupille hervor. Bei allen übrigen Tintenfischen, also bei den Myopsiden (*Loligo, Sepiola, Sepia*, **456** *Po*) unter den Zehnfüßlern und fast allen Octopoden hat sich die Hauttasche ganz oder bis auf einen kleinen Porus geschlossen und ist dadurch zur vorderen Augenkammer geworden. Die Verschlußhaut ist in der Mitte durchsichtig und geht außen in die Körperhaut über. Wir bezeichnen sie als Cornea (co^2), fügen aber hinzu, daß dieser Terminus irrtümlich von älteren Anatomen für die Iris gebraucht wird; diese Cornea heißt richtiger sekundäre Cornea im Gegensatz zur primären (co^1), welche die Linse erzeugt und der Cornea im Schneckenauge (**426** $pi + pe$) homolog ist. Die vordere Augenkammer von *Sepia* ist mit Seewasser erfüllt, welches durch jenen Porus eintritt, der am Augenrande dicht unter der Lidspalte liegt. Bei *Loligo* und allen Octopoden fehlt der Porus und die vordere Augenkammer ist daher geschlossen. Ein weiterer Fortschritt kommt bei manchen Myopsiden und einigen Octopoden zustande, indem um die Cornea herum eine Lidfalte (**456** *Li*) mit einem Sphinkter von der Körperhaut gebildet wird. Sie hat bei *Sepia* die Form einer Ringfalte, während *Octopus* und *Eledone* nur ein

1) οἴγνυμι öffnen, μύω sich schließen, ὤψ Auge.

von oben-dorsal herabhängendes Augenlid besitzen. Außerdem kann die Lichtmenge durch die Irispupille reguliert werden. Bei *Octopus* und *Eledone* (**454**) erscheint die Pupille meist als eine quere bandförmige Oeffnung, kann aber durch den Sphinkter so verengt werden, daß nur am vorderen und hinteren Ende je eine kleine Oeffnung übrig bleibt zum Sehen nach vorn und hinten. Bei *Sepia* (**455**) bildet der obere Pupillenrand einen zweiteiligen Lappen, welcher die Oeffnung bis auf einen vorderen und hinteren Schlitz schließen kann.

Die feineren Verhältnisse eines auf höchster Stufe stehenden Auges (*Sepia*) möge der Leser aus **456** entnehmen. Die Außenwand von Iris und Bulbus fällt durch ihren metallischen grünlichen oder rötlichen

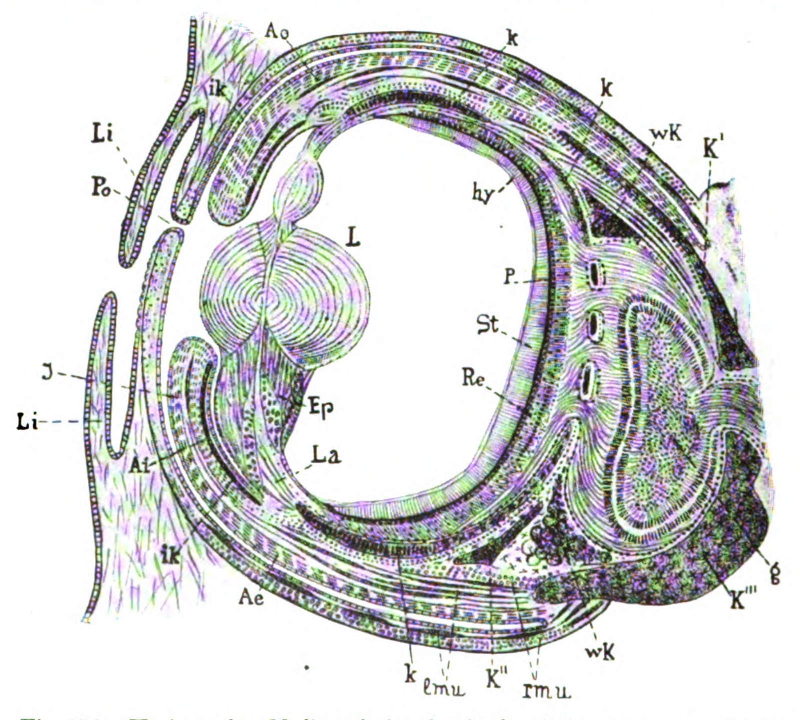


Fig. 456. Horizontaler Medianschnitt durch das linke Auge von *Sepia* nach HENSEN, schematisch, etwas verändert. Vergr. $^3/_1$. *Li* Lidfalte, *Po* Oeffnung der Cornea, *Ai*, *Ae* Argentea interna, externa, *ik* Irisknorpel, *K* Aequatorialknorpel, *K'* Trochlearknorpel, *K''* Hufeisenknorpel, *K'''* Orbitalknorpel, *J* Iris, *L* Linse, *Ep* Epithelkörper, *La* Ciliarregion mit LANGERschem Muskel, *hy* hyaline Limitans, *St* Stäbchen, *P* Pigment, *Re* Zellen der Retina, *g* Augenganglion, *wK* weißer Körper, *lmu*, *rmu* Längs- und Ringmuskeln.

Glanz auf. Er wird erzeugt durch eine sog. Argentea externa (*Ae*) und interna (*Ai*), welche durch Längsmuskeln (*lmu*) voneinander getrennt werden. Jede enthält große Bindegewebszellen, welche dicht erfüllt sind von parallelen Plättchen, die das Licht brechen und reflektieren. In der Iris folgt nach innen der Irisknorpel (*iK*). Viel stärker ist der sog. Aequatorialknorpel (*K*) in der Seitenwand des Bulbus entwickelt, der namentlich nach vorn zu verdickt ist. Das mächtige Augenganglion (*g*) wird geschützt von dem vorderen Trochlearknorpel (*K'*) und dem hinteren dicken Orbitalknorpel (*K'''*), an den sich die Kapsel

und die Bulbuswand anheften. Dazu kommt noch in der hinteren Wand der Hufeisenknorpel (*K*") und ferner eine dünne siebartig durchbrochene Knorpelplatte, durch deren Löcher die zahlreichen Bündel des Opticus hindurchtreten, welche aus dem Ganglion opticum entspringen. Um diese herum liegt der viellappige sog. weiße Körper, Corpus album (*wk*), der aus einem bindegewebigen Maschenwerk mit zahllosen sehr kleinen Zellen sich aufbaut und dadurch an eine Lymphdrüse erinnert. Seine Funktion ist unsicher. Da bei *Corynomma* die beiden Nervi ophthalmici (**457**) durch ihn hindurchtreten, um sodann

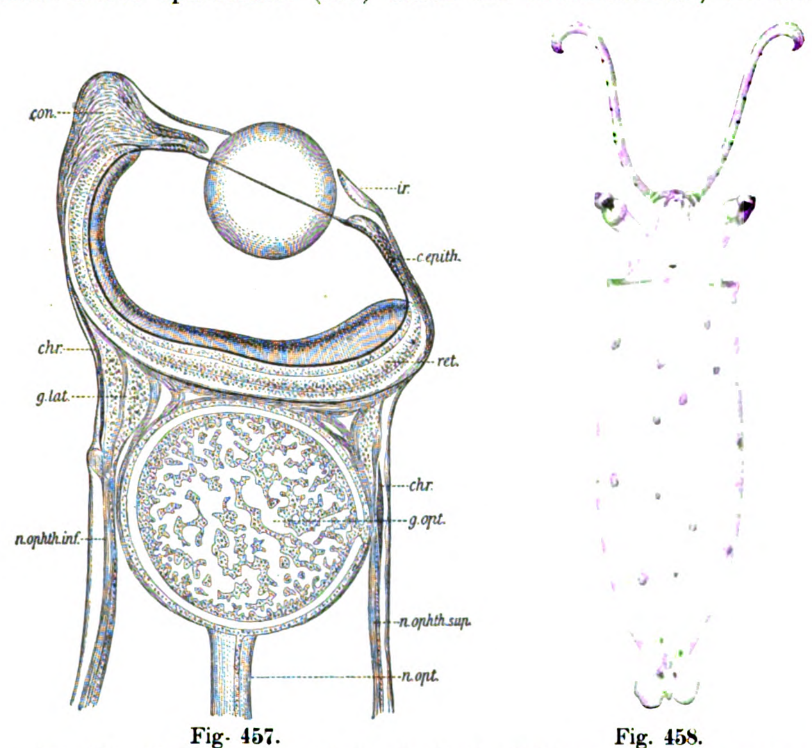


Fig. 457. Fig. 458.

Fig. 457. Medianer Längsschnitt durch das Stielauge von *Corynomma speculator* nach CHUN. *chr* Chromatophoren, *c.epith* Epithelkörper der Linse, *con* ventraler bindegewebiger Conus des Bulbus, *g.lat* Ganglion laterale („weißer Körper"), *g.opt* Ganglion opticum, *ir* Iris, *n.opt* Nervus opticus, *n.ophth.inf* und *n.ophth.sup* Nervus ophthalmicus inferior und superior, *ret* Retina.

Fig. 458. *Corynomma speculator* CHUN. $^3/_1$. Aus der Tiefsee, mit Stielaugen.

die Seitenwand zu versorgen, wird er von CHUN als ein Ganglion gedeutet, was aber sicher unrichtig ist, denn es besteht bei *Octopus* und *Ommastrephes* keine Verbindung mit dem Augenganglion. Ich vermute in ihm eine Drüse mit innerer Sekretion.

Die Linse und ihr Zusammenhang mit dem Epithelkörper (**456** *Ep*) ist in vieler Hinsicht noch unklar. Ihre vordere Portion ist bei *Sepia*, *Octopus* und vielen andern Arten kleiner als die hintere, während bei manchen Tiefseeformen (**460**) das umgekehrte Verhalten zutrifft; bei den meisten Arten hat die vordere die Gestalt einer Kugelkappe, die hintere ist stärker gewölbt, ungefähr parabolisch geformt. Jede Portion besteht aus zahllosen sehr feinen Lamellen, die nur bei starker Ver-

größerung hervortreten. Außerdem läßt sich eine ähnliche, aber viel größere konzentrische Schichtung schon unter der Lupe oder mit bloßem Auge wahrnehmen, die darauf beruht, daß immer eine Anzahl Lamellen

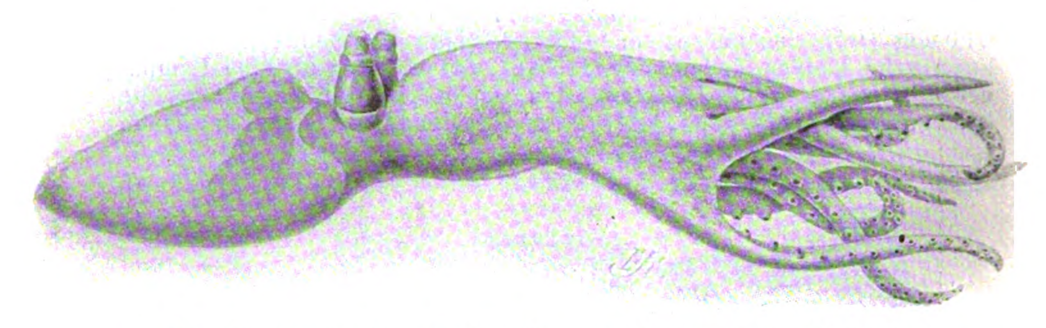


Fig. 459. *Amphitretus pelagicus* CHUN, wenig vergrößert, mit Teleskopaugen. Die dicke gallertige und durchsichtige Außenschicht des Körpers war bei dem abgebildeten Exemplar abgerieben und ist daher nicht mitgezeichnet worden.

besonders fest zusammenhängen und zwischen ihnen Spalten auftreten. Vielleicht ist diese zweite Schichtung nur eine Folge der Konservierung.

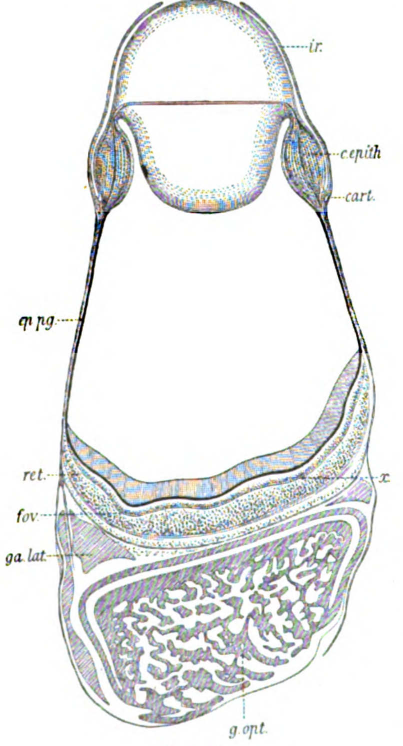


Fig. 460.

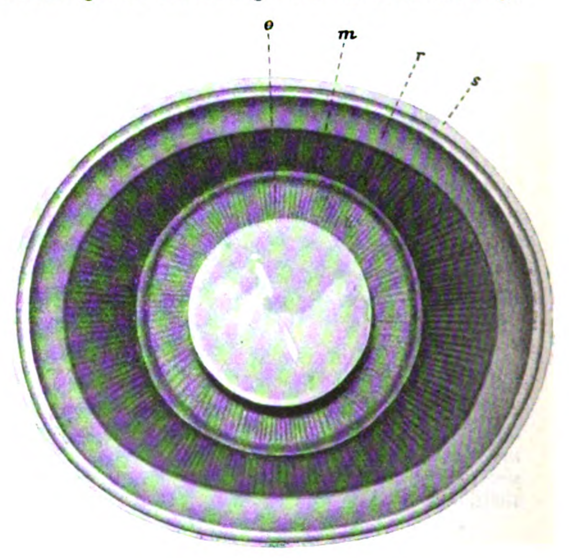


Fig. 461.

Fig. 460. Längsschnitt durch das Auge von *Amphitretus* nach CHUN. *cart* Knorpel, *ep.pg* Pigmentepithel, *fov* Fovea, welche auch an der Außenfläche des Bulbus hervortritt, *x* eine ähnliche zweite Stelle. Uebrige Bezeichnungen wie in 457.

Fig. 461. Vorderer Abschnitt eines *Octopus*-Auges, von hinten gesehen, nach HESS. *e* der Epithelkörper, *m* der mit Pigmentepithel bedeckte muskulöse Teil, *r* Retina, *s* Außenschicht.

Die frische Linse ist außen weich, im Innern hart. Die vordere und hintere Portion sind in der Mitte ganz fest miteinander verwachsen,

weichen aber weiter nach außen auseinander, und in die so gebildete keilförmige Ringfurche schieben sich die Ausläufer des Epithelkörpers

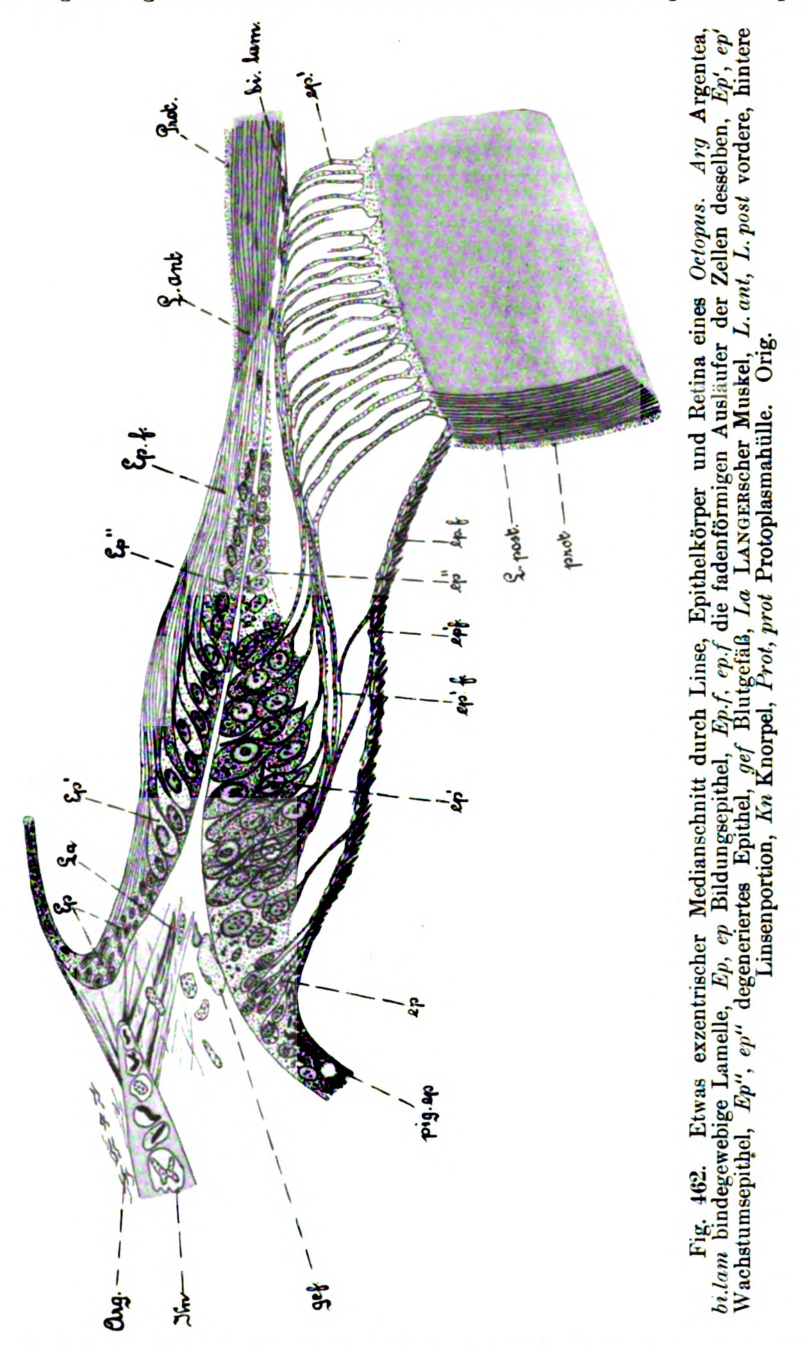


Fig. 462. Etwas exzentrischer Medianschnitt durch Linse, Epithelkörper und Retina eines *Octopus*. *Arg* Argentea, *bi.lam* bindegewebige Lamelle, *Ep, ep* Bildungsepithel, *Ep.f, ep.f* die fadenförmigen Ausläufer der Zellen desselben, *Ep', ep'* Wachstumsepithel, *Ep'', ep''* degeneriertes Epithel, *gef* Blutgefäß, *La* LANGERscher Muskel, *L. ant, L. post* vordere, hintere Linsenportion, *Kn* Knorpel, *Prot, prot* Protoplasmahülle. Orig.

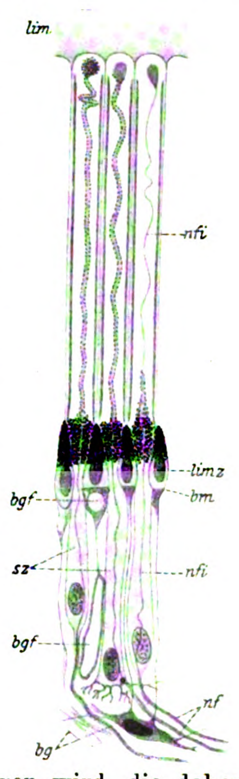
ein. Auf früher Entwicklungsstufe liegt die primäre Cornea, d. h. zwei Epithelschichten und eine sie verbindende Bindegewebslage, zwischen

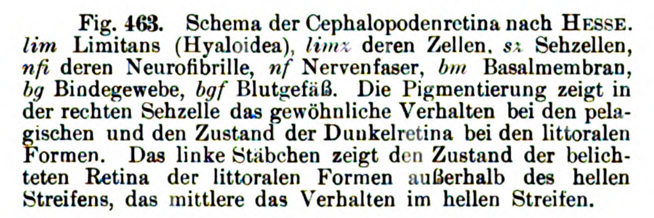
den beiden Linsenhälften. Später aber zerreißt oder degeneriert dieses Septum, indem beide Linsenportionen miteinander verwachsen. Betrachtet man die Linse von hinten und innen (**461**), so grenzt an sie der schwarze Epithelkörper (*e*), welcher außen dicker als innen ist. Dann folgt nach außen ein von schwarzem Pigmentepithel besetzter muskulöser Abschnitt (*m*), und auf diesen die mehr grau gefärbte Retina (*r*). Auf dem Medianschnitt durch beide Linsenhälften (**462**) sieht man, daß der Epithelkörper der vorderen kleiner ist als derjenige der hinteren, da ja auch die vordere Linsenportion kleiner ist als die hintere. Die Zellen des Epithelkörpers sind nach eigenen Untersuchungen eines kleinen *Octopus* an der Basis angeschwollen und ziehen sich distal in sehr lange dünne Fäden aus. Sie zerfallen in drei verschiedene Sorten. Zu äußerst liegen diejenigen Zellen (*Ep*, *ep*), deren distale Ausläufer die ganze Oberfläche der Linse mit einer dünnen Protoplasmahülle (*Prot, prot*) bedecken, durch welche die Ausscheidung neuer Linsenlamellen während des Wachstums erfolgt. Diese Zellen sind also die eigentlichen Bildungszellen der Linse. Die Ausläufer des hinteren Epithelkörpers sind bei *Octopus* mit Pigment durchsetzt, welches aber in der protoplasmatischen Hüllschicht (*prot.*) fehlt. Die darauf nach innen folgende zweite Sorte Zellen (*Ep'*, *ep'*) ist viel größer und ihre Ausläufer enden mit kleinen Verbreiterungen an den Linsenlamellen, deren Größenzunahme sie bedingen. Sie sind also die Wachstumszellen der Linse, von denen diejenigen der Hinterlinse Pigment führen. Zu innerst liegen Zellen (*Ep''*, *ep''*), welche nach innen zu immer niedriger werden und schließlich aufhören. Es sind degenerierte Zellen, welche früher als Wachstumszellen gedient haben. Eine bindegewebige fibrilläre Haut (*bi.lam*) liegt zwischen beiden Epithelschichten. In sie hinein setzen sich die LANGERschen Muskeln (*La*) fort, welche vom Aequatorialknorpel (*kn*) entspringen und zur Akkommodation dienen sollen, indem sie den Epithelkörper und damit die Linse nach hinten ziehen. Sie erscheinen hierzu ganz ungeeignet wegen ihrer Kürze und Zartheit und weil sie sich nicht bis zur Linse fortsetzen.

Die **Retina** bedeckt den ganzen Hintergrund der Augenhöhle und reicht bei den Flachwassertintenfischen bis nahe an das Corpus epitheliale heran. Bei manchen Bewohnern des tiefen Wassers streckt sich der Bulbus in die Länge, da die vergrößerte Linse einen weiteren Abstand von der Netzhaut fordert, und diese zieht sich mehr und mehr auf den Hintergrund zurück. Bei *Bathyteuthis* ist die Streckung nur gering und die Netzhaut reicht dorsal noch bis zum Epithelkörper, während sich ventral zwischen beiden ein niedriges Pigmentepithel einschiebt. Bei dem mit „Teleskopaugen" versehenen *Amphitretus pelagicus* (**459**, **460**) hingegen bildet das Pigmentepithel einen allseitigen breiten Gürtel. Der Epithelkörper ist entsprechend der riesigen Linse auffallend groß und steht nicht wie gewöhnlich im Aequator der Linse, sondern fast vertikal, um das Auge nicht unnötig zu verbreitern und dem Wasserdruck möglichst wenig Widerstand zu bieten. Aus demselben Grunde hat das ganze Auge die schmale Röhrenform angenommen. Der LANGERsche Muskel ist sehr schwach entwickelt. Die Entfernung der Linse bedingt große Kurzsichtigkeit; die Tiere sehen wohl nur im Bereiche des Lichts der Leuchtorgane. So erklärt es sich auch, daß bei manchen Tiefseetintenfischen, wie ausnahmsweise bei mit ihnen zusammenlebenden Knochenfischen (**638**), das Auge auf einem Stiel sitzt, der so lang oder länger als der Bulbus ist (**458**): das Auge rückt in

dem schwachen Lichte möglichst dicht an den Gegenstand heran und wird nicht so leicht von den eigenen Armen verdeckt.

Der histologische Aufbau der Retina ist recht kompliziert, wenn er auch nicht an den der Wirbeltiere heranreicht. Schreiten wir von der Nervenfaserschicht (**463** *nf*) aus vor, so stoßen wir zuerst auf die Schicht der Sehzellen (*sz*), deren Kerne in sehr verschiedener Höhe liegen, dann auf eine bindegewebige Basalmembran (*bm*), dann auf die Limitans- oder Stützzellen (*limz*), dann auf die Pigmentzone, die Stäbchenschicht und endlich auf die homogene Limitans (*lim*), welche sich leicht abhebt und daher in **464** nicht mitgezeichnet worden ist. Man gewinnt zunächst den Eindruck eines vielschichtigen Epithels, und trotzdem handelt es sich um ein einschichtiges, bei dem die Körper der Sehzellen durch die Basalmembran hindurch in die Tiefe gerückt und so unter das Niveau der Limitanszellen verlagert sind. Ontogenetisch liegen beide Sorten ursprünglich nebeneinander, und auch am Uebergang in den Epithelkörper zeigt sich, daß das Epithel des letzteren in die Stützzellen übergeht und die Körper der Sehzellen sich von ihnen durch allmähliche Verlängerung nach innen absondern. Die bindegewebige Natur der Basalmembran geht aus eingelagerten Blutgefäßen (*bgf*) und aus ihrer Verbindung mit tiefer gelegenen Bindegewebszellen (*bg*) hervor. Die langen Körper der Sehzellen schieben sich zwischen die Limitanszellen (*limz*) hindurch und tragen ein sehr langes Stäbchen, welches aus einer protoplasmatischen Achse besteht, die von zwei cuticularen Halbrinnen eingehüllt wird. Je vier benachbarte Halbrinnen verschmelzen mehr oder weniger zu einem Stützgebilde (früher Rhabdom genannt), welches aber




Fig. **463.** Schema der Cephalopodenretina nach HESSE. *lim* Limitans (Hyaloidea), *limz* deren Zellen, *sz* Sehzellen, *nfi* deren Neurofibrille, *nf* Nervenfaser, *bm* Basalmembran, *bg* Bindegewebe, *bgf* Blutgefäß. Die Pigmentierung zeigt in der rechten Sehzelle das gewöhnliche Verhalten bei den pelagischen und den Zustand der Dunkelretina bei den littoralen Formen. Das linke Stäbchen zeigt den Zustand der belichteten Retina der littoralen Formen außerhalb des hellen Streifens, das mittlere das Verhalten im hellen Streifen.

von einem Sekretfaden der Limitanszellen durchzogen wird, die daher als Erzeuger der Limitans zu gelten haben. Als perzipierendes Element finden wir eine Neurofibrille (*nfi*), die im geschlängelten Verlauf die ganze Sehzelle durchzieht und mit einem Endknopf als dem eigentlichen Rezeptor abschließt. *Loligo* besitzt in der Retina eine Art Sehpurpur, denn sie sieht bei einem im Dunkeln gehaltenen Tier purpurrot aus und nimmt am Lichte sehr rasch eine braungelbe Farbe an. Bei *Sepia* ist dieser sich leicht zersetzende Farbstoff nur im geringen Maße, bei *Eledone* und *Octopus*, wie es scheint, gar nicht vorhanden. Hinsichtlich der Lagerung des Retinapigments zeigen sich charakteristische, von der Lebensweise abhängige Unterschiede. Die Küstenformen *Rossia, Sepiola, Sepia, Octopus, Eledone,* welche sich am Tage versteckt halten und im Dunkeln auf Raub ausgehen, können ihr Pig-

ment verschieben. Am Tage (**463** linkes Stäbchen) erstreckt sich das Pigment längs der Fibrille bis zum Endknopf, welcher dicht umhüllt und damit vor zu starker Reizung geschützt wird. Auf Schnitten sieht

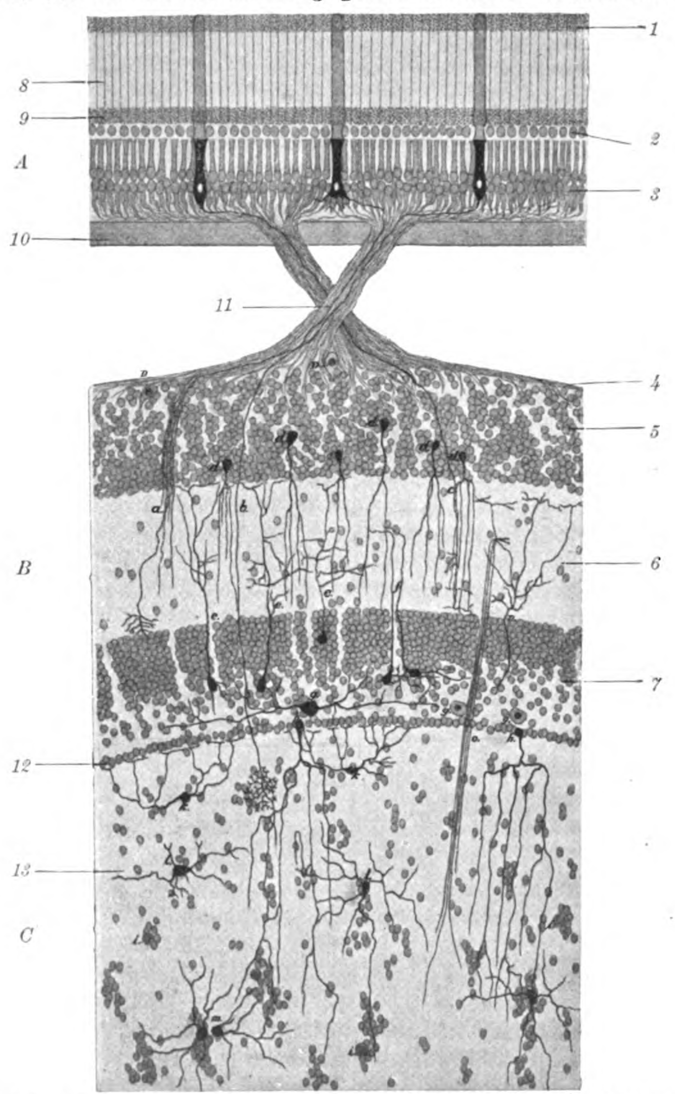


Fig. 464. Schema des feineren Baus der Netzhaut und des Ganglion opticum von *Loligo* nach Kopsch. Die Limitans und die Basalmembran sind fortgelassen. *1* Stäbchen mit distalem Pigment, *2* Kern der Limitanszellen, *3* Körper der Sehzellen (äußere Körner), *4* Faserschicht der Sehzellen, *5* mittlere Körnerschicht, *6* retikuläre Schicht, *7* innere Körnerschicht, *8* Stäbchen, *9* basale Pigmentregion, *10* Knorpel, *11* Kreuzung der Sehzellenfasern, *12* Pallisadenzellen, *13* Zone der regellos liegenden Ganglienzellen, *A* Retina, *B* Rindenschicht, *C* Markschicht des Ganglion opticum. Drei Sehzellen sind schwarz gehalten, um den Verlauf ihrer Nervenfasern zu zeigen.

man daher zwei Pigmentbänder (**464** *1* und *9*). Die Retina der am Tage getöteten Tiere sieht schwarz aus mit Ausnahme eines schmalen hellen, in der Mitte des Augengrundes verlaufenden Querstreifens. Hier läßt das

Pigment den Endknopf frei (**463** mittleres Stäbchen), und mit diesem Streifen scheinen die Tiere hauptsächlich am Tage zu sehen. Er entspricht auch wohl der Zone des deutlichsten Sehens, denn die Stäbchen sind hier länger, schmäler und ungefähr doppelt so zahlreich als außerhalb des Streifens. Nachts nimmt die Netzhaut ein graues Ansehen an, denn das Pigment zieht sich auf das proximale Band zurück (Dunkelstellung, rechtes Stäbchen), damit die Fibrille dem wenigen Licht möglichst ausgesetzt ist. Es ist daher nicht auffallend, daß die Tiefseeformen das Pigment stets in der Dunkelstellung zeigen. Einige derselben besitzen außerdem eine Fovea (Grube, **460**) mit besonders langen und schmalen Stäbchen. Sehr merkwürdig aber ist, daß die pelagischen Gattungen *Illex, Loligo, Todarodes, Ommastrephes,* obwohl sie nicht selten im Sonnenlicht an der Oberfläche oder in geringer Tiefe gefangen werden, das Pigment stets in der Dunkelstellung aufweisen: die Retina der konservierten Tiere sieht grau aus, und das lebende Auge erscheint blau, weil die Lichtstrahlen von dem in der Tiefe liegenden Pigment zurückgeworfen werden. Bei *Ommastrephes gigas* finde ich auf dem graugelblichen Grunde eine Anzahl gewundener und verästelter schwarzer Linien, an denen das Pigment bis zum Endknopf gewandert ist, vielleicht in Anpassung an sehr grelle Belichtung. Ich nehme an, daß diese Gattungen hauptsächlich nachts an die Oberfläche kommen, tagsüber aber in einiger Tiefe sich aufhalten und die Fähigkeit der Pigmentverschiebung noch nicht oder nur sehr unvollkommen besitzen, da sie auch die Pupille stets offen halten. Die hohe Ausbildung der Netzhaut zeigt sich auch in der enormen Zahl der Stäbchen. Nach Hesse finden sich auf 1 qmm annähernd bei *Loligo* 162400, *Sepia* 106000, *Octopus* 64000, *Scaeurgus* (Tiefenbewohner) 26000. Ein *Sepia*-Auge vom Durchmesser des menschlichen Auges würde danach ungefähr 70 Millionen Stäbchen haben, während die Zahl derselben beim Menschen nur auf 50 Millionen geschätzt wird. Fig. **464** gibt ein schematisches Bild der Verbindung der Retina mit dem Ganglion opticum. Es ist interessant, daß die von der Oberfläche massenweise abgehenden Faserbündel der Sehzellen sich vielfach kreuzen, und daß wie bei den Wirbeltieren auf die Sehzellen (*3*) zwei Schichten von Neuronen folgen (*5* und *7*) in der Rinde (*B*) des Ganglion opticum, während im Mark (*C*) die Zellen regellos (*13*) angeordnet sind. Wir haben diese Verhältnisse schon in der Einleitung (s. S. 18) als ein Mittel zur Verstärkung der zentralen Erregungen gedeutet. Man kann auch dieselben Bezeichnungen wie bei den Wirbeltieren (**686, 687**) anwenden, nämlich „äußere Körner“ (*3*) für die Kerne der Sehzellen, „innere Körner“ (*7*) für die innerste Neuronenschicht, muß sich aber darüber klar sein, daß die inneren Körner der Wirbeltiere nach ihrer Lage den mittleren der Tintenfische entsprechen, und daß die Ausdrücke innen und außen in beiden Gruppen verschieden gebraucht werden, bei den Tintenfischen im Sinne: von der Außenwelt gegen das Körperinnere, bei den Wirbeltieren im Sinne: vom Innern des Auges nach außen.

Das Auge der Tintenfische wird reichlich von Blutgefäßen durchzogen. An der inneren Oberfläche der Sehzellenschicht breiten sich zwischen den Nervenfasern zahlreiche arterielle Wundernetze (**463**) aus und auf der äußeren Oberfläche ebensolche venöse, die durch zarte Capillaren mit jenen zusammenhängen. Man hat daher diese Zone früher irrtümlich als Chorioidea bezeichnet. Viele Wundernetze finden sich ferner in dem dünnen Ring zwischen Linse und Epithelkörper. Schon



Darwin (Ursprung der Arten, Kap. 6) hat gegen Mivart mit Recht hervorgehoben, daß die Aehnlichkeit zwischen den Augen der Wirbeltiere und der Tintenfische eine rein äußerliche ist. Sie beschränkt sich auf das Vorhandensein und die gleiche räumliche Anordnung von Lidfalten, Cornea, Linse, Retina, vorderer und hinterer Augenkammer. Aber in jeder Gruppe hat jeder Teil seinen besonderen Bau, so daß hier nur ein schönes Beispiel von Konvergenz vorliegt. Man sollte daher bei den Tintenfischen auch nicht von einer Sclera, einer Chorioidea und einem Ciliarkörper sprechen.

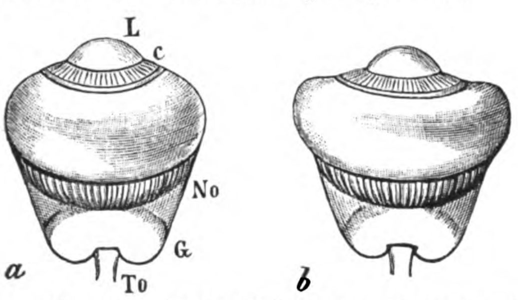


Fig. 465. Linker Bulbus eines *Octopus vulgaris* im Wasser schwebend. a im Ruhezustand, b während elektrischer Reizung, nach Beer. Die Formveränderung des Bulbus ist ein wenig übertrieben. Die Iris und vordere Augenkammer sind abgetragen. *L* Linse, *C* Epithelkörper, *No* Nervenfaserbündel, *G* Ganglion, *To* Tractus opticus.

Es scheint sicher zu sein, daß die Tintenfische akkommodieren können, wenngleich über den hierbei tätigen Mechanismus noch Unklarheit herrscht. Wie Beer gezeigt hat, ändert sich die Form des Bulbus (**465**), wenn der Langersche Muskel sich kontrahiert, indem die Vorderfläche des Bulbus sich verkürzt und einsinkt. Dies soll eine Annäherung der Linse an die Retina, also eine Akkommodation für die Ferne zur Folge haben. Nach Hess aber soll hierdurch der intrabulbäre Druck gesteigert und die Linse nach vorn geschoben werden, was eine Anpassung des Auges für die Nähe bedeuten würde. Es ist wohl möglich, daß die Bewegung der Linse nach vorn durch den gesteigerten Binnendruck größer ist, als ihre Bewegung nach hinten infolge der Kontraktion des Langerschen Muskels. Vielleicht aber liegt hier ein Fall von doppelsinniger Akkommodation vor je nach dem Bedürfnis. Die langen fadenförmigen Epithelzellen des Corpus epitheliale sind vielleicht elastisch und ziehen die Linse wieder in die Normalstellung zurück.

o) Tunicaten.

Unter den Manteltieren finden wir Augen bei den freibeweglichen Formen mit Ausnahme der primitiven Appendicularien, nämlich bei den Pyrosomen, den Salpen und den Ascidienlarven. Aus der phyletischen Stellung dieser drei Gruppen zueinander und aus dem Bau der Augen geht hervor, daß diese Organe unabhängig entstanden sind. Sobald die Ascidien sich festgesetzt haben, verlieren sie die Sehorgane, denn die gelbroten Pigmentflecke an den Ingestions- und Egestionsöffnungen sind angeblich nicht als solche anzusehen, was von vornherein nicht wahrscheinlich ist; vielleicht sind sie schattenempfindlich. Am höchsten ausgebildet sind die Augen bei den Salpen, mit deren Darstellung ich deshalb beginne. Ganz ähnlich gebaut sind diejenigen der Pyrosomen. Andere Verhältnisse finden wir bei Ascidienlarven und wieder ganz andere beim *Amphioxus,* so daß sie nicht miteinander homologisiert werden können. Ihnen allen ist nur gemeinsam — und

dies gilt auch für die Retina der Augen der Wirbeltiere —, daß sie aus Teilen des Zentralnervensystems hervorgehen. Ueber das Verhältnis des Stirnauges und der Seitenaugen der Wirbeltiere zu diesen Bildungen vergleiche den Abschnitt über die phyletische Entstehung des Wirbeltierauges.

Salpen. Ein Auge fehlt bei den Cyclomyariern (*Doliolum*), während es den Desmomyariern in beiden Generationen zukommt. Die Abhängigkeit des Auges von der Gesamtorganisation kommt darin zum Ausdruck, daß die Solitärform einer Art andere Augen hat als die zugehörige Kettenform. Bei sämtlichen solitären Formen zeigt das Auge denselben Bau, während unter den Kettenformen verschiedene Augen vorkommen. Das erstere ist viel einfacher gebaut als das letztere, so daß das Auge der Kettenformen von demjenigen der Einzelformen abzuleiten ist. Die Augen sind immer Teile der Dorsalfläche des Gehirns, und zwar sind sie bei den Solitären sitzend, bei den Kettentieren

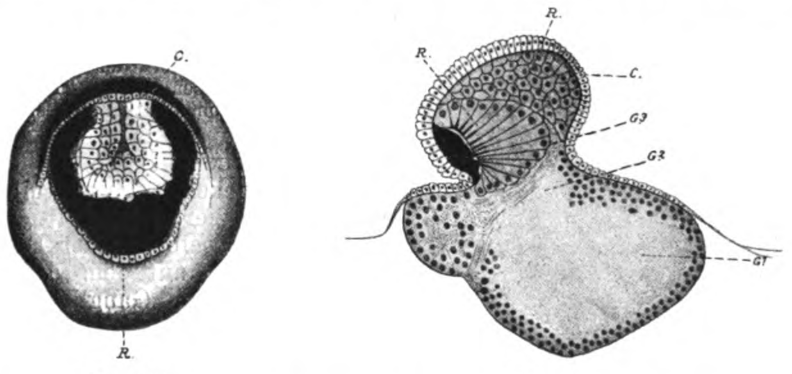


Fig. 466. Fig. 467.

Fig. 466. Dorsalansicht des Auges der Solitärform von *Salpa democratica-mucronata* nach GÖPPERT. *C* Cornea der äußern Haut, *R* Retina. Das Gehirn ist grau angelegt. Die ventralsten Sehzellen ragen am Außenrande des Pigments hervor.

Fig. 467. Sagittalschnitt durch das Ganglion und Auge von *Salpa democratica-mucronata*, Solitärform, etwas seitlich neben der Mediane. Daher ist ein Teil der Sehzellen quer getroffen worden. *C* Cornea der Haut, *R* Retina, G^1 ventralster Teil, G^2 mittlerer Teil, G^3 Augenteil des Gehirns.

meist gestielt und ziemlich weit vorragend. Außerdem kommen bei letzteren eigentümliche pigmentlose Augen vor.

Solitärformen. Das Auge der Solitärformen ist verhältnismäßig einfach gebaut und variiert nur wenig bei verschiedenen Arten. Es liegt auf einer hufeisenförmigen Erhebung der Rückenfläche des Gehirns als ein ebenso gestalteter Pigmentfleck, dessen Oeffnung nach vorn gekehrt ist (**466**). Die Retinazellen kleiden den Hohlraum des Hufeisens aus, während die einschichtige Lage der Pigmentzellen außen liegt (**467**). Bei *Salpa democratica-mucronata* sind die Sehzellen so lang, daß sie fast den ganzen Hohlraum ausfüllen, während sie bei anderen Arten viel kürzer sind. Sie sind abgewandt (invertiert), denn ihre Stäbchen sind dem Pigment zugekehrt und gleichen im Bau denjenigen der Augen der Kettenformen. Bei *S. cordiformis-zonaria* beschreibt das Auge nur einen flachen, nach vorn geöffneten Bogen, kein eigentliches Hufeisen. Das Pigment verschiedener Arten differiert darin, daß es bald mehr ventral (**467**), bald mehr lateral, bald mehr dorsal

zu den Sehzellen liegt. Das Hautepithel schließt sich eng an den Außenrand des Auges an, während innerhalb der Schenkel, zwischen der Haut und dem Gehirn, ein großer Blutraum sich ausbreitet. Zwischen den Pigmentzellen und den Stäbchen kommen nach einer Angabe Zwischenzellen unbekannter Natur vor. Seh-, Pigment- und Zwischenzellen gehen hervor aus Ganglienzellen des Gehirns, bald nachdem dieses seinen embryonalen Hohlraum verloren hat (vgl. I, S. 478).

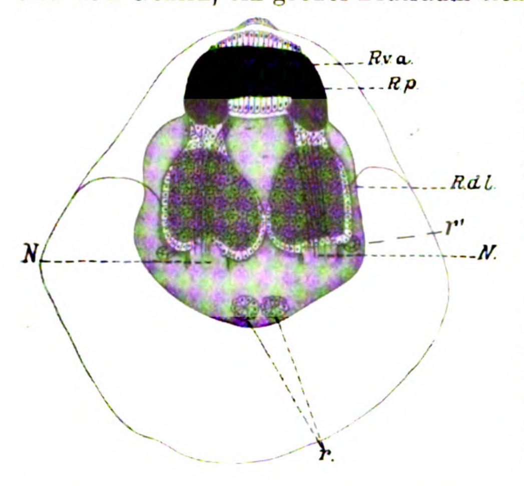


Fig. 468. Dorsalansicht der Augengruppe von *Salpa pinnata*, Kettenform, nach GÖPPERT; etwas verändert, mit dem darunter liegenden Ganglion. *N* Augennerv, *R.v.a* Retina der Vorderaugen, *R.p* der Mittelaugen, *R.d.l* der Hinteraugen, *r* hintere Nebenaugen am Hinterrand des Ganglion, *r'* seitliche Nebenaugen.

Bei den Kettenformen hat das Auge ebenfalls Hufeisenform, aber die Oeffnung desselben ist nach hinten gekehrt. Wir schildern es zuerst von der *Salpa pinnata*, wo es komplizierter gebaut ist als bei irgendeiner anderen Art. Fig. **468** zeigt dasselbe in der Dorsalansicht mit dem darunter liegenden Ganglion, über welches sich das Auge ein Stück weit nach vorn hinausschiebt. Es liegt frei in der Epidermisblase, welche von Blut erfüllt ist, und stellt eine Gruppe von 3 paarigen Organen dar, die wir als Vorder-, Mittel- und Hinteraugen (**469** *Va, Ma, Ha*) unterscheiden wollen. Jedes Auge besitzt eine

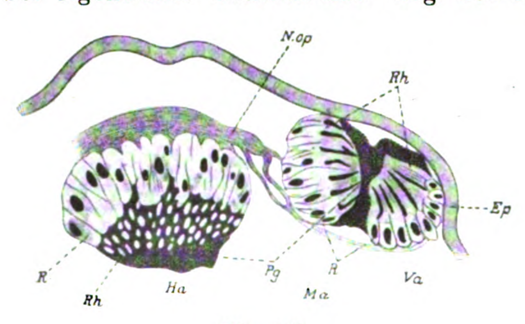


Fig. 469.

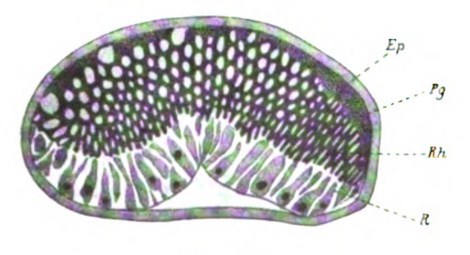


Fig. 470.

Fig. 469. Sagittalschnitt durch die linke Hälfte des Komplexauges von *Salpa pinnata*, Kettenform; Fig. **470** frontaler Querschnitt durch das Mittelauge. Nach REDIKORZEW. *R* Retina, *Rh* sog. Rhabdom, *Pg* Pigment, *Ep* Hautepithel, *N.opt* Opticus, dessen Verlauf etwas weiter eingezeichnet ist als im Original, *Va* Vorderauge, *Ma* Mittelauge, *Ha* Hinterauge.

einschichtige Lage von Pigmentzellen, die dicht mit braunen Körnern gefüllt sind, und eine Schicht von hohen invertierten Sehzellen. Die Hinteraugen sehen nach hinten und oben, die Mittelaugen nach

hinten und etwas nach unten und die Vorderaugen nach vorn und unten. Vorder- und Mittelaugen (**468** *R.v.a, R.p*) erscheinen auf den ersten Blick unpaar, aber auf dem Querschnitt (**470**) tritt nach einer Angabe, die allerdings von METCALF bestritten wird, ihre Duplizität deutlich hervor. Der Opticus (**469** *N.opt*) entspringt von der Dorsalfläche des Ganglion, wendet sich der Rückenseite des Hinterauges zu und gibt dabei Fasern an die Sehzellen desselben ab. Dann spaltet er sich in zwei Bündel, von denen das innere das Mittelauge versorgt, während das äußere zur ventralen Fläche des letzteren herabsteigt und den Sehzellen des Vorderauges zuläuft.

Die Sehzellen (**471**) bestehen aus einem breiten Zellkörper, welcher außer dem Kern ein oder zwei stark lichtbrechende und Farbstoffe aufspeichernde Phaosome (auch wohl Phaosphäre genannt) enthalten, und einem schmäleren Aufsatz, dem sog. Stäbchen. An diesem läßt sich eine innere protoplasmatische Achse und eine äußere Wandverdickung (*w*) erkennen. Diese Verdickungen der benachbarten Zellen legen sich so dicht aneinander, daß sie auf dem Längsschnitt an die Insektenrhabdome erinnern und daher irrtümlich auch so genannt sind, während sie auf Querschnitten (**470**) wie Gitter oder Siebplatten erscheinen. Ueber die Neurofibrillen ist nichts bekannt, daher ist es zurzeit noch unsicher, ob das Stäbchen oder ob die Phaosome oder ob beide als rezipierende Elemente anzusehen sind. Die Wandverdickungen der Stäbchen dienen vielleicht nur zur Verfestigung. Die sog. Nebenaugen sind kugelige pigmentlose Gebilde, deren eine Zellage die Wand einer Blase bildet und aus ebensolchen Zellen besteht wie die Sehzellen. Sie kehren ihre Stäbchen nach dem Inneren der Blase in ziemlich regelloser Weise. Es sind zwei Paare vorhanden, ein vorderes, mehr halbkugeliges (**468** *r'*) an der Außenseite des Opticus, und ein hinteres am Hintergrunde des Ganglion (*r*). Beide Paare liegen zwischen den äußeren Zellen des Ganglion. Bei einigen Salpen sollen Sehzellen vorkommen ohne jede reizaufnehmende Differenzierung, was zwar theoretisch nicht unmöglich ist (vgl. S. 386), aber der Bestätigung bedarf.

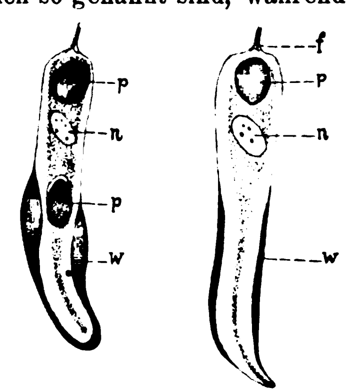


Fig. 471. Isolierte Sehzellen von *Salpa pinnata*, Kettenform, nach GÖPPERT. *n* Kern, *p* Phaosom, *w* Wandverdickung (Rhabdom), *f* Nervenfaser (von mir eingetragen).

In der Ontogenie geht das Auge der Kettenform von *S. pinnata* hervor aus einer hufeisenförmigen Erhebung des Gehirns, welche wie bei der Solitärform nach vorn geöffnet ist. Es leitet sich daher jenes phylogenetisch von diesem ab. Nachdem dieses Stadium rasch durchlaufen ist, erhebt sich die Anlage als senkrechte Scheibe, welche mit dem darunter gelegenen Gehirn nur durch Fasern verbunden ist, klappt nach vorn über und entwickelt aus den Ganglienzellen der Anlage die Seh- und Pigmentzellen der 3 Augenpaare. Dabei erfolgt die Spaltung in eine linke und eine rechte Gruppe erst am Schluß der Entwicklung. Es werden also in der Ontogenie die Stadien II und III (**472**) durchlaufen, und diese sind daher als die primitiveren anzusehen. Die Augen der Kettenformen sind bei anderen Arten einfacher gebaut als bei

S. pinnata, aber es läßt sich eine Reihe aufstellen, welche als Ausdruck der phyletischen Entwicklung angesehen werden kann (**472**). Auf der niedrigsten Stufe steht *S. costata-tillesii* (I): ein von der Dorsalfläche des Gehirns nach vorn vorspringender Zapfen enthält einen unregelmäßigen Haufen von noch nicht verlängerten polyedrischen Sehzellen, welche vorn von einem Pigmentmantel umgriffen werden. Dieser läßt eine undeutliche Sonderung in eine dorsale (*Va*) und eine ventrale Portion (*Ha*) erkennen. An der Hinterseite des Ganglion findet sich ein Haufen von Nebensehzellen (*r*) ohne Pigment. Bei *S. cordiformis-*

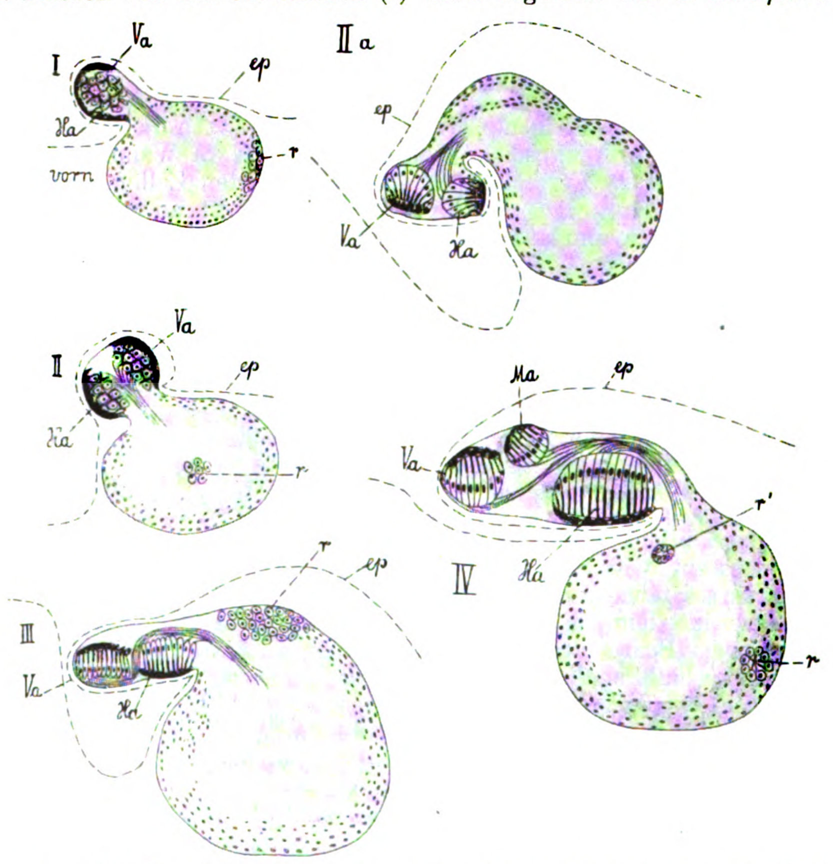


Fig. **472**. Verschiedene Augenformen bei Salpen, Original in Anlehnung an METCALF und GÖPPERT. I *Salpa costata-tillesii*, II *S. scutigera-confoederata*, IIa *S. democratica-mucronata*, III *S. africana-maxima*, IV *S. pinnata*. Das Auge ist nach links und nach vorn gewandert. *Va* Vorderauge, *Ha* Hinterauge, *Ma* Mittelauge, *ep* Epidermis, *r*, *r'* Nebenaugen.

zonaria zeigt das Kettenauge ungefähr dieselben Verhältnisse, aber die Sehzellen haben sich verlängert und die Spaltung in zwei Portionen ist deutlicher. Auf der nächsten Stufe (II) steht das Kettenauge von *S. scutigera-confoederata*, wo die Spaltung sich vollzogen hat. Die Sehzellen sind noch nicht verlängert. Die Nebensehzellen (*r*) bilden an jeder Seite des Gehirns eine Gruppe. Ebenso verhält sich *S. bicaudata*, bei der aber die Nebenzellen fehlen. Von dieser zweiten Stufe aus

hat sich die phyletische Entwicklung nach zwei Richtungen gespalten. *S. democratica-mucronata* (II a) nimmt eine isolierte Stellung ein, indem sich das Ganglion so gedreht hat, daß die beiden Augen stark ventralwärts verschoben sind. Die Hauptentwicklungsrichtung führt zur dritten Stufe (III), welche bei *S. africana-maxima, runcinata-*

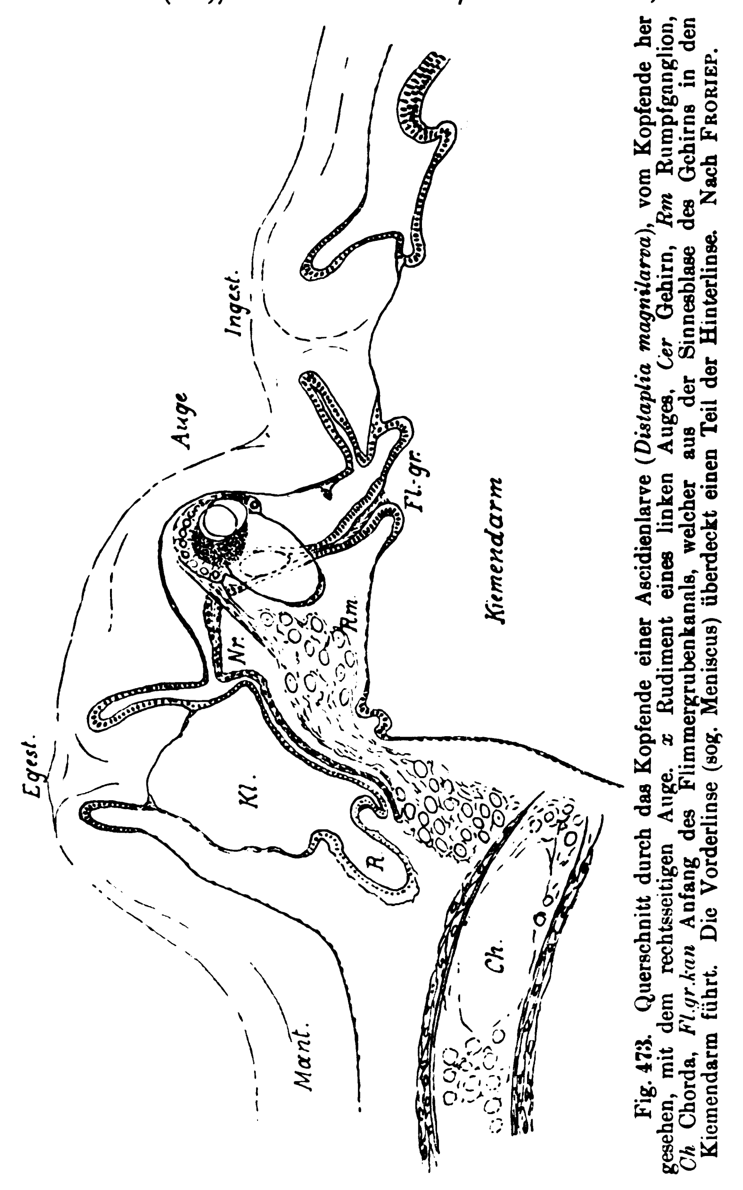


Fig. 473. Querschnitt durch das Kopfende einer Ascidienlarve (*Distaplia magnilarva*), vom Kopfende her gesehen, mit dem rechtsseitigen Auge. *x* Rudiment eines linken Auges, *Cer* Gehirn, *Rm* Rumpfganglion, *Ch* Chorda, *Fl.gr.kan* Anfang des Flimmergrubenkanals, welcher aus der Sinnesblase des Gehirns in den Kiemendarm führt. Die Vorderlinse (sog. Meniscus) überdeckt einen Teil der Hinterlinse. Nach FRORIEP.

fusiformis, hexagona und *cylindrica* beobachtet wird: *Va* ist vor *Ha* gewandert, woraus sich der Verlauf der Nerven und die entgegengesetzte Lage der Augen erklärt. Auf der höchsten Stufe (IV) bei *S. pinnata* und *chamissonis* hat sich vom Hinterrand des Vorderauges das Mittelauge (*Ma*) abgespalten. Während bei III die Nebenzellen

noch als unpaarer dorsaler Haufen zusammenliegen, haben sie bei IV paarige kleine Augen gebildet (r, r').

Pyrosomen. Das unpaare rote Auge nimmt die Hinterfläche des Gehirns ein und besteht aus einem dorsalen mittleren Abschnitt und zwei seitlichen, mehr ventralen Flügeln. Es hat daher eine hufeisenförmige Gestalt. Wie bei den Salpen, liegt die rote Pigmentschicht nach außen. während sich die noch nicht näher untersuchten Retinazellen mit ihren Stäbchen nach innen anschließen. Sie haben also eine invertierte Lage. Die Innervierung ist noch zweifelhaft.

Ascidienlarven. Das unpaare Auge der Larve von *Phallusia* und *Ascidia* ist ungenügend untersucht. Seine asymmetrische Lage an der dorsalen Hinterkante der aus dem Gehirnventrikel entstehenden Sinnesblase erhellt aus I, **477**, S. 478 und **117** in diesem Bande. Fig. **473** zeigt einen Querschnitt durch das Kopfende von *Distaplia*, aus dem zu ersehen ist, daß das Auge asymmetrisch auf der rechten Seite des Gehirns liegt. Auf der linken Seite (x) liegt ein Zellenhaufen, welcher als Rudiment eines linken Auges gedeutet werden kann, zumal er in derselben Weise wie das Hauptauge vom Rumpfganglion her innerviert wird. Die Retina scheint einschichtig zu sein und aus hohen distal pigmentierten Zellen zu bestehen, denen sich ein lichtbrechender Apparat vorlagert. Dieser besteht aus einer inneren Linse, welche aus etwa drei Zellen hervorgehen soll, und zwei äußeren sichelförmigen „Menisci", von denen einer vor, der andere hinter der Linse liegt. Das Auge hat sich so gegen die etwas vorgewölbte Haut gedreht, daß

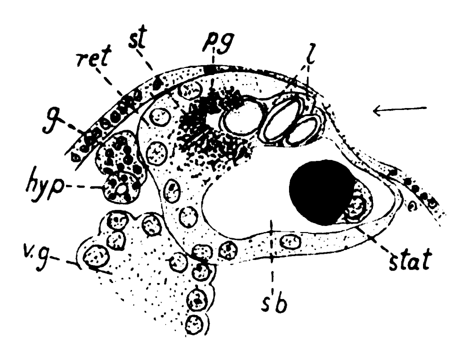


Fig. 474. Etwas schräger Querschnitt durch die Sinnesblase mit dem zugewandten Auge der Larve der Synascidie *Amaroucium constellatum* nach GRAVE, etwas verändert. *g* Gehirn, *hyp* Neuraldrüse (sog. Hypophyse), *l* Linsen, je in einer Zelle, *pg* Pigment der Retina (*ret*), *sb* Sinnesblase, *stat* Statolithenzelle, *v.g* Visceral(Rumpf)-ganglion. Der Pfeil deutet die Einfallsrichtung des Lichts an.

das Licht direkt auf dasselbe fällt. Im Gegensatz zu allen anderen Augen der Chordaten, wenn wir von dem Parietalauge absehen, haben wir es hier mit einem zugewandten Sehorgan zu tun.

Neuere Untersuchungen an der Larve der Synascidie *Amaroucium constellatum* (**474**) haben diese Auffassung bestätigt. Das Auge liegt hier am Hinterende der Sinnesblase, und zwar links dorsal. Die Retinazellen sind distal pigmentiert und bilden einen Becher, dem 3 Linsen vorgelagert sind. In der Pigmentmasse finden sich einige dem Lichte zugekehrte Stäbchen (*st*). Die Linsen sind homogene weiche Körper, welche in einer Vakuole ihrer Bildungszellen liegen. Diese gehören zum Epithel der Sinnesblase, und haben zuerst einen großen Kern, der später degeneriert und daher auf der Figur nicht zu sehen ist. Ein Opticus fehlt, da die Sinnesblase dem Gehirn direkt anliegt, von dem sie nur ein Teil ist. Ueber die Schattenempfindlichkeit dieser Larven vgl. S. 413.

p) Acrania.

Die Augen des *Amphioxus* weichen von denen der Tunicaten erheblich ab, so daß sie nicht von ihnen abgeleitet werden können. Sie stehen auf der niedrigsten Stufe, welche von einem pigmentierten Auge überhaupt bekannt ist, nämlich auf der Stufe einer von einer Pigmentzelle teilweise umgebenen, invertierten Sehzelle (**477**). Diese Ausbildung haben wir bei Turbellarien (**393**), Rädertieren, *Trochophora*-Larven und Nematoden früher schon kennen gelernt. Wie bei diesen Tieren das Ocell häufig direkt im Gehirn sitzt oder ihm anliegt, so treffen wir auch die Augenflecke des *Amphioxus* im Rückenmark, und zwar zu beiden Seiten und ventral vom Zentralkanal an (**475, 476**). Von der Seite gesehen liegen sie in Gruppen, welche der Segmentierung entsprechen, und zwar vom dritten Muskelsegment an (**476**). In diesem liegen jederseits nur zwei Augen, vom vierten ab jederseits 25. In der Mitte des Körpers wird ihre Zahl in jeder Gruppe geringer, und sie fehlen in manchen Segmenten, um gegen das Schwanzende wieder zuzunehmen, denn von dem im Sande eingegrabenen Tier ragt nicht nur der Kopf, sondern oft auch der Schwanz frei hervor. Die Asymmetrie der Nerven und Muskeln kehrt auch hier wieder, in jedem

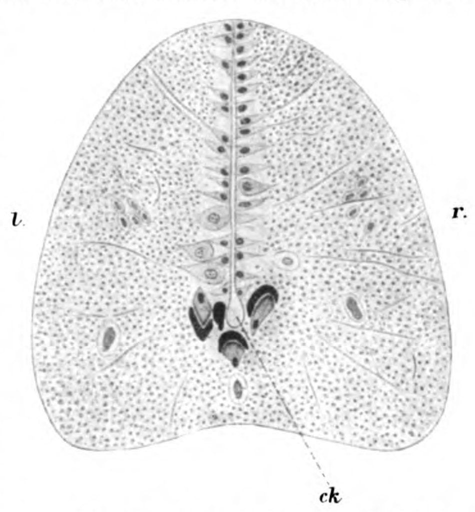


Fig. 475. Querschnitt durch das Rückenmark des *Amphioxus* mit den Becheraugen, nach HESSE. *ck* Zentralkanal, *l* links, *r* rechts.

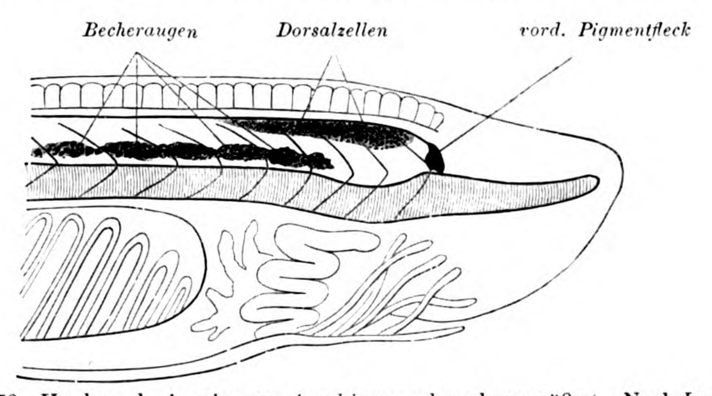


Fig. 476. Vorderende eines jungen *Amphioxus*, schwach vergrößert. Nach JOSEPH.

Segment liegen die Augen links weiter nach vorn als rechts. Die unter dem Kanal liegenden sehen nach unten, was sich daraus erklärt, daß der in den Sand eingegrabene *Amphioxus* die Bauchseite mit der Mundöffnung nach oben kehrt. Von den neben dem Kanal liegenden Augen

sehen im Vorderkörper die linken überwiegend dorsalwärts, die rechten ventralwärts, und zwar auf beiden Seiten besonders nach rechts (**475**), während sie nach FRANZ im Hinterkörper gerade umgekehrt orientiert sind und in der Mitte seitlich nach außen blicken. Die vordersten Augen im 3. und 4. Segment sind nach vorn gerichtet. Da der *Amphioxus* oft frei auf dem Sande liegt, und zwar bald auf der rechten, bald auf der linken Seite, so ist immer ein Teil der Augen dem Lichte zugekehrt. Die Pigmentzelle ist dicht mit schwarzbraunen Körnern erfüllt und ihr Kern liegt am konvexen Außenrande. Ihr Becher ist etwa 15 μ breit und 6 μ tief. Die Sehzelle trägt am Rande des in die Pigmentzelle eingesenkten Abschnittes einen Stiftchensaum (**477**), der von FRANZ als ein Kunstprodukt aufgefaßt wird. Der freie hervorragende Teil der Zelle ist größer und umschließt am Ursprung der Nervenfaser den Kern. Der große Pigmentfleck an der Vorderwand der Gehirnblase (**476** und I, **481**, S. 482) ist kein Auge, denn man kann an ihm keine Sehzellen unterscheiden, was nicht ausschließt, daß er ein Rudiment des larvalen Ascidienauges ist und daß sich aus dieser Pigmentregion das paarige Auge der Wirbeltiere entwickelt hat. Ich halte diesen Fleck für ein funktionsloses Gebilde, wofür namentlich spricht, daß er in Größe und Form individuell sehr variert und nicht selten in mehrere Pigmenthaufen aufgelöst ist. FRANZ meint, daß er einen Schatten auf das Infundibularorgan wirft und dieses erregt. Da es aber kein Pigment enthält, sondern die Sinneszellen auffallend lange Geißeln tragen, so ist eine skioptische Funktion sehr unwahrscheinlich, zumal bei der großen Zahl von Augen. Ich habe daher oben (S. 204) die Vermutung ausgesprochen, daß er eine statische Bedeutung hat.

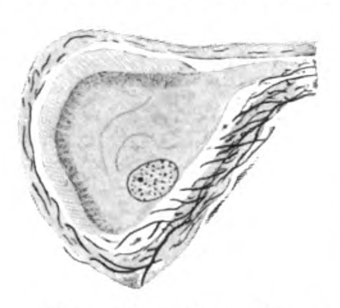


Fig. 477. Eine dorsale Ganglienzelle aus dem Vorderende des Rückenmarks von *Amphioxus*, umgeben von schwarz tingierten Gliafasern. Nach JOSEPH.

q) Crustaceen.

Bei den Krebsen finden sich zwei Sorten von Augen: abgewandte, unpaare, aber mehrteilige Medianaugen und zugewandte, paarige und seitliche Komplexaugen. Die Medianaugen sind die einfacheren und primitiveren. Sie treten früh in der Ontogenese auf und kommen hauptsächlich den Entomostracen zu, bei denen sie als Naupliusauge und auch im erwachsenen Zustande eine große Rolle spielen, da sie häufig das einzige Sehorgan sind. Unter den höheren Krebsen finden wir es bei den Zoëalarven vieler Decapoden und bei jugendlichen Dichelopoden und Stomatopoden. Es ist nachgewiesen auch bei vielen ausgewachsenen Malacostracen (*Palaemonetes, Homarus, Palinurus, Munida, Eupagurus, Homola, Squilla, Euphausia*). Der Nerv des Medianauges entspringt vom Mittelteil des Gehirns, von dem aus auch die sog. Frontalorgane versorgt werden. Die Komplex- oder Fazettenaugen sind viel komplizierter gebaut, treten ontogenetisch später auf, fehlen vielen Entomostracen und bilden das Hauptsehorgan der höheren Krebse. Sie hängen mit den seitlichen Teilen des Gehirns zusammen, meist durch besondere Ganglia optica.

I. Die Medianaugen und Frontalorgane.

Diese Augen wurden früher als x-förmiger Augenfleck beschrieben, da sie häufig in dieser Gestalt und mit roter Farbe dem Gehirn aufliegen. Becheraugen werden sie genannt, weil in der Dorsalansicht die zentrale Pigmentmasse auf beiden Seiten ausgehöhlt erscheint (**478**), während die davor liegenden stark lichtbrechenden und durchsichtigen Retinazellen (*rz*) bei schwacher Vergrößerung wie Linsen aussehen. Es kommt dazu noch ein kleiner ventraler Becher (p^1), dessen Zellen nach vorn und unten gerichtet sind, während die Seitenbecher mehr nach oben sehen. Bei Phyllopoden (außer *Artemia*) kommt hierzu noch ein vierter dorsaler Becher. Das Medianauge ist in erster Linie ein Richtungsauge, welches dem Tiere anzeigt, von welcher Seite her das Licht kommt, was namentlich für die täglichen Vertikalwanderungen der Entomostracen

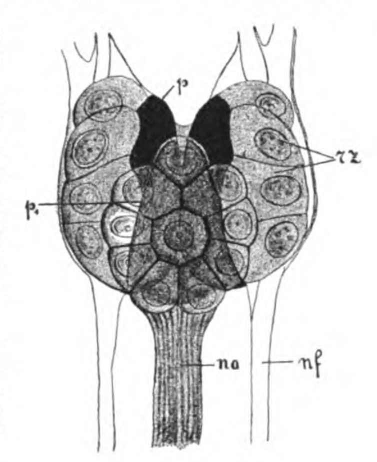


Fig. 478. Medianauge von *Eucalanus attenuatus* (*Calanella mediterranea*) nach GRENACHER, von der Ventralseite. *no* Opticus, *nf* Nerven zum Frontalorgan, *rz* Retinazellen, *p*, p_1 Pigment der seitlichen und der ventralen Augenbecher.

von Bedeutung ist. Unter den Copepoden finden wir bei *Miracia*, Pontelliden und Corycäiden besondere Verhältnisse, so daß wir diese Augen für sich besprechen werden. Das Medianauge entsteht als eine einheitliche Epidermiseinstülpung, zwischen zwei ebensolchen Wucherungen, aus denen das Gehirn wird (**479**). Daher sitzt das Medianauge, indem diese Teile später in die Tiefe rücken, dem

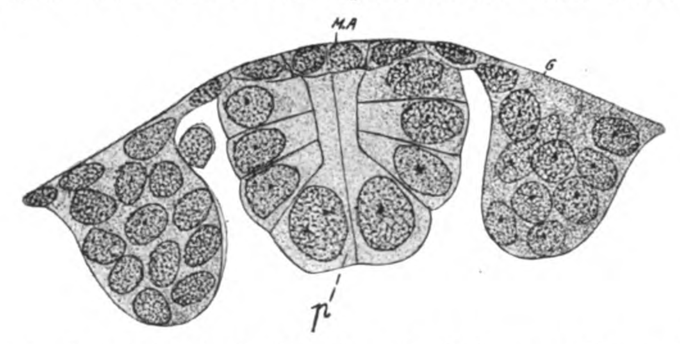


Fig. 479. Querschnitt durch die Anlage des Medianauges (*M.A*) und des Gehirns (*G*) bei *Artemia salina* nach MOROFF. $^{800}/_1$. *p* Pigmentzelle.

Gehirn meist direkt auf oder liegt etwas vor ihm und verbindet sich mit ihm durch einen kürzeren oder längeren Opticus. Die zentralen Zellen der Anlagen zeichnen sich früh durch besondere Größe aus und werden zu den Pigmentzellen. Die Zahl derselben ist meist sehr gering, bei *Artemia* und *Cypris* nur zwei (**487**, **479** *p*), bei *Eucalanus* sogar nur eine (**481**). Die umliegenden Zellen bilden drei einschichtige Gruppen von

Retinazeilen, welche ihr distales Ende dem Pigment zukehren, während die von den proximalen Enden ausstrahlenden Nervenfasern sich zum Opticus vereinigen, mit dem auch die Nerven der paarigen sog. Frontalorgane zusammenhängen. Diese drei Nerven entspringen aus dem medialen Teil des Vorderhirns; die Sehzellen sind also abgewandt. Nur für *Eucalanus attenuatus* wird von GRENACHER und ESTERLY übereinstimmend angegeben, daß die Fasern an dem dem Pigment zugekehrten Ende eintreten. Demgegenüber sollen nach HESSE die Fasern an dem proximalen Ende austreten. Die Zahl der Sehzellen eines Bechers

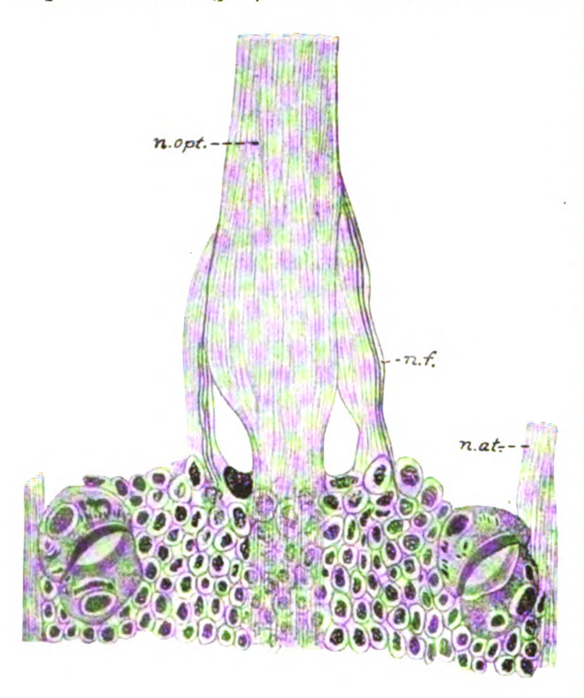


Fig. 480. Vorderteil des Gehirns von *Eucalanus attenuatus* von der Dorsalseite nach Entfernung des Pigments mit den Frontalorganen. *ph* Phaosom, *n* Kern, *bp* Basalplatte, *n.opt* Nerv des Medianauges, *n.f* Stirnnerv, *n.at* Antennennerv. $^{305}/_{1}$. Nach ESTERLY.

ist in der Regel klein (Ostracoden Mittelbecher 7—8, jeder Seitenbecher 10—15; *Eucalanus elongatus* Mittelbecher 10, Seitenbecher 9; *Branchipus* und Verwandte noch weniger); nur bei *Apus* hat der dorsale ungefähr 70, der ventrale 30, jeder seitliche 224, zusammen also ca. 550 Sehzellen in einem Medianauge. Bei einigen Gruppen sind in den Sehzellen (**481**) phaosomartige Binnenkörper nachgewiesen worden. Ueber die Endapparate der Neuro-

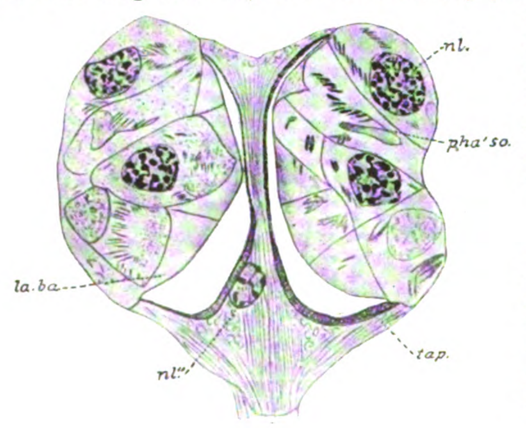


Fig. 481. Frontalschnitt durch die seitlichen Augenbecher des Medianauges von *Eucalanus* nach ESTERLY. *nl* Kern der Sehzelle, *nl'''* Kern der Pigmentzelle. Daneben die Fasern, welche den Augennerv bilden. *la.ba* Basalplatte, *pha* Phaosom, *tap* Tepetum. $^{665}/_{1}$.

fibrillen gehen die Angaben weit auseinander, da sie als Stiftchensaum, Alveolensaum, Wandverdickungen (**481**, **486**), Rhabdome (**490**, **492**) und freie Ausläufer beschrieben werden. Auf der Innenfläche jedes Pigment-

bechers breitet sich eine dünne Schicht von Schuppen aus, welche das Licht reflektieren und so den Reiz verstärken. Da in diesem Tapetum (**481**) keine eigenen Kerne vorkommen, handelt es sich um Bildungen der Pigmentzellen. Bei *Limnadia* fehlt das Tapetum, wenn die Tiere stark belichtet waren, wahrscheinlich weil die Pigmentkörner nach außen gewandert sind und die Schuppen verdeckt haben; die Medianaugen haben in der Regel keine Linse, nur bei *Artemia, Branchipus*, einigen Ostracoden und Copepoden kommt sie als umgewandelter Teil der Haut vor (**487, 495**). Wenn Komplexaugen neben einem Medianauge vorhanden sind, so ist jedes von ihnen viel größer als das Stirnauge. Nur bei *Estheria ticiniensis* und *Limnetis brachyura,* zwei beschalten Phyllopoden, ist das Medianauge größer als die Komplexaugen, welche zu einem Dorsalauge verschmolzen sind, das über ihm liegt. Bei Dunkeltieren (Tiefseeostracoden, *Typhlocypris* in unterirdischen Gewässern) kann eine Rückbildung des Medianauges eintreten. Einige Copepoden vermögen dasselbe durch besondere Muskeln zu bewegen.

Die eben erwähnten **Frontalorgane** sind Gruppen von unter der Hypodermis liegenden, aber mit dieser meist verbundenen, vom Gehirn versorgten Sinneszellen, welche bei Entomostracen und manchen larvalen Malacostracen vorkommen, und zwar zu beiden Seiten des Medianauges, eventuell auch als eine dritte mediane, mehr ventrale Gruppe. *Gammarus* und andere Amphipoden zeigen ein ähnliches Organ jederseits im Kopf vor den Augen. Da diese Sinneszellen der lateralen Organe zum Teil eine gewisse Uebereinstimmung mit den Sehzellen des Medianauges zeigen, sind sie trotz fehlenden Pigments als rückgebildete (?) Augen gedeutet worden, während sie von andern Forschern als Drüsen angesehen werden. Bei *Eucalanus* liegen sie als sog. CLAUSsche Organe

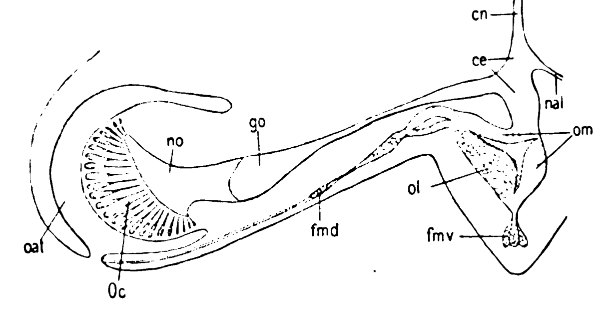


Fig. **482**. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Limnadia* nach NOWIKOFF. Der Körper liegt nach rechts zu, die Ventralseite ist nach unten gekehrt. *ce* Gehirn, *cn* Schlundkonnektiv, *fmd*, *fmv* dorsaler, ventraler Teil des medialen Frontalorgans, *go* Gangion opticum, *nal* Antennennerv, *no* Opticus, *oat* Augenkammer, *Oc* Komplexauge, *ol* seitlicher Augenbecher, *om* dorsaler und ventraler Augenbecher.

jederseits im Gehirn und bestehen aus zwei durch eine „Basalplatte" verbundenen großen Zellen, welche zusammen einen runden Körper bilden (**480**). Jede Zelle enthält mehrere bandförmige, aus kleinen Stäbchen zusammengesetzte Phaosome, wie sie in gleicher Art in den Sehzellen des Medianauges vorkommen (**481**). Diesen Organen scheinen die Scheitelsinnesorgane der Cladoceren homolog zu sein. Die medianen Frontalorgane (**482**) sind zu wenig bekannt, um Vermutungen über ihre Bedeutung auszusprechen.

Nach dieser allgemeinen Schilderung fügen wir noch einige spezielle Angaben hinzu. Wegen seiner Lage am Gehirn und der abgewandten Sehzellen kann das Medianauge als ein Erbteil der Plathelminthen an-

gesehen werden, welches auf die Trochophoralarve der Ringelwürmer und weiter auf die Naupliuslarve übertragen wurde.

Phyllopoden. Das Medianauge sitzt dem Gehirn dicht auf, nur bei *Cypris* (**487**) und *Branchipus* (**485**) liegt es vor ihm und ist jederseits durch einen kurzen Opticus mit ihm verbunden. Bei *Apus* liegen die Komplexaugen dicht beieinander und zwischen ihren Vorderenden schiebt sich das Medianauge ein, was zur Folge hat, daß die von einer Hautfalte vor den beiden Komplexaugen gebildete Augenkammer noch den hinteren Teil des Medianauges überdeckt (**483**, **484**). Hinter diesem liegt das hier unpaare, aus drei Sinneszellen bestehende Frontalorgan (*Fr.or*). Eine solche Kammer kommt auch *Limnadia* (**482**) und *Limnetis* zu, ohne aber das Medianauge zu überdachen, während sie bei *Branchipus* fehlt. Bei *Artemia* ist das

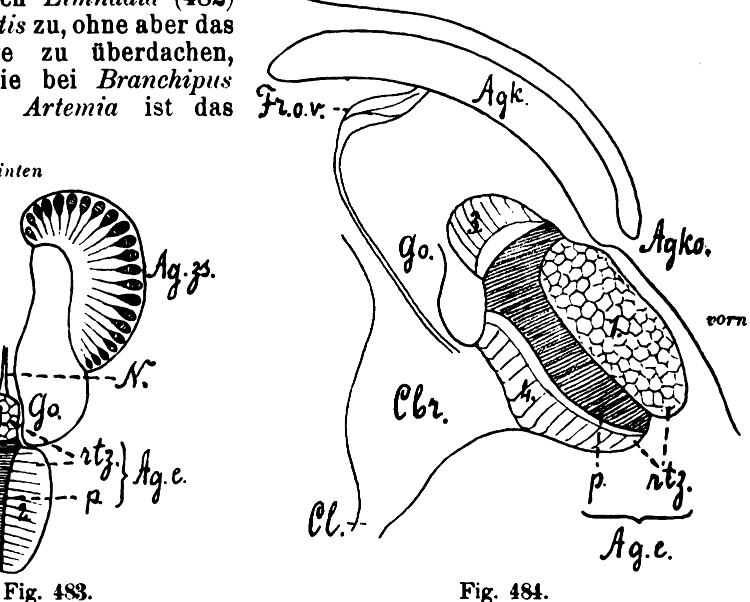


Fig. **483**. Horizontalschnitt durch das Auge von *Apus productus*. Fig. **484**. Sagittalschnitt durch dasselbe. Nach Nowikoff. $^{44}/_{1}$. *Ag.zs* zusammengesetztes Auge, *Ag.e* einfaches Medianauge, *Cbr* Gehirn, *Cl* Schlundring, *Go* Ganglion opticum, *N* Nerv des Frontalorgans (*Fr.o.r*), *p* Pigment, *rtz* Retinazellen, *1, 2* medialer Becher, *3* dorsaler, *4* ventraler Becher. In **483** ist nur der hintere Teil der Komplexaugen getroffen, daher sieht es so aus, als ob diese hinter dem einfachen Auge lägen. In **484** legt sich *Agk*, die Augenkammer, von hinten und oben über das Medianauge hinüber.

Medianauge dreiteilig, bei allen übrigen vierteilig, indem ein dorsaler nach hinten und oben gerichteter Mittelbecher hinzugekommen ist (**484** 3). *Artemia salina* vom Pamir und Baikal besitzt vor dem seitlichen Becher eine Erhebuug der Epidermis mit großem Kern und erhärtetem Inhalt, welche als Linse dient, während Exemplare von Sebastopol sie nicht aufweisen. Auch sonst scheint das Auge sehr zu variieren, denn Moroff vermißte den Opticus. Dieselbe Bedeutung als Linse hat wahrscheinlich eine große durchsichtige Zelle (**485** *l*) zwischen dem Seitenbecher und dem lateralen Frontalorgan von *Branchipus*.

Ueber die feinere Struktur der Sehzellen gehen die Angaben weit auseinander. Nowikoff beschreibt von *Limnadia* Binnenkörper und am distalen Ende (**486**) cuticulare Verdickungen mit darunter liegendem

alveolären Protoplasma. HESSE deutet diese Skulptur als einen schmalen Stiftchensaum. Nach WENKE wird die Sehzelle von *Apus* von zahlreichen Neurofibrillen durchzogen, welche gegen die Seite des distalen Zellendes abbiegen und hier Stiftchensäume bilden, die immer von zwei benachbarten Zellen zu einem Rhabdomer verkleben. Ueber die Bedeutung des Medianauges für das Rückenschwimmen von *Branchipus* vgl. S. 94 und S. 413.

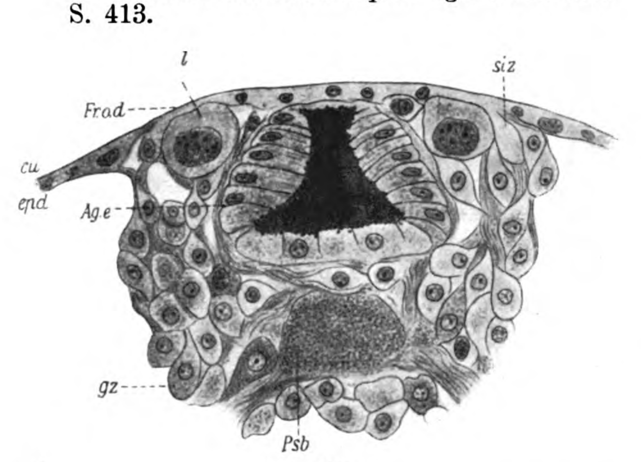


Fig. 485.

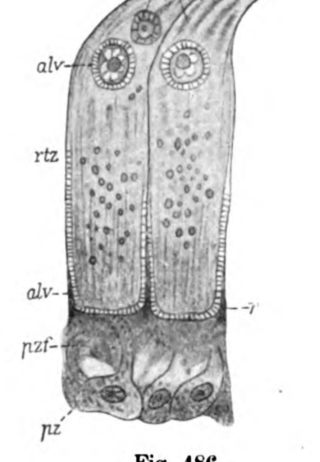


Fig. 486.

Fig. 485. Querschnitt durch die Seitenbecher und den Ventralbecher des Medianauges von *Branchipus stagnalis* nach NOWIKOFF. $^{175}/_{1}$. *l* Linsenzelle, *Ag.e* einfaches Auge, *G.Ag.e* Ganglion desselben, *gz* Ganglienzelle, *Psb* Neuropil des Gehirns, *siz* Sinneszellen des lateralen Frontalorgans, *Fr.o.d* rechtes Frontalorgan.

Fig. 486. Längsschnitt durch zwei Retinazellen des Medianauges von *Limnadia lenticularis* nach NOWIKOFF, depigmentiert. *rtz* Retinazelle, *pz* Pigmentzelle, *pzf* Fortsatz der Pigmentzelle, *alv* Alveolen, *r* Wandverdickung. $^{500}/_{1}$.

Ostracoden. Das Medianauge mit drei Bechern liegt in einem Vorsprung der Stirn über der Wurzel der ersten Antenne. Da die wenig durchsichtige Schale bei der Bewegung aufgeklappt wird, kann das Licht zu ihm gelangen. Bei manchen Arten ist die Schale über dem Auge durchsichtig. Die Fig. **487** bedarf keiner längeren Erklärung. Die Sehzellen enthalten einen oder mehrere stark färbbare Binnenkörper, welche aber auch bei einigen Arten fehlen können, und entsprechen in übrigen der Fig. **486**. Um die austretenden Nervenfasern legt sich eine protoplasmatische Scheide mit einzelnen Kernen. Die Linse wird von zwei oder drei durchsichtigen Zellen gebildet, welche sich mit einzelnen, bindegewebigen Strängen bis zur Haut fortsetzen. Bei Cypriden fehlt die Linse. Bei Süßwassercypriden enthält jeder Becher je nach der Art 6—30 Sehzellen (*Cyprinotus incongruens* hat 6—8 in dem mittleren, 10—15 in den beiden seitlichen), bei den marinen Cypriden und Cytheriden 6—10 oder noch weniger. Die drei Becher der Gattung *Loxoconcha* sind weit voneinander gerückt und stielartig ausgezogen. Bei einigen Ostracoden fehlt der Mittelbecher oder auch wohl das ganze Auge. So haben die Halocypriden der Tiefsee das Medianauge und die Seitenaugen verloren, während die ebenfalls abyssische *Gigantocypris* sie besitzt. Das Medianauge (**488**) dieser Gattung besteht jederseits aus einem langgestielten birnförmigen Körper, welcher die Sehzellen

enthält, während der viel größere braune Pigmentbecher schüsselförmig vertieft ist, im Leben perlmutterartig glänzt und als Reflektor wirkt. Die vor diesem gelegene Leibeshaut ist ausgebuchtet und soll als Linse dienen; sie kann durch einen Muskel verschieden eingestellt werden. Die sehr langen Sehzellen enthalten keine Stäbchen, sondern viele kleine Kugeln als lichtempfindliches Element. Man wird dieser Darstellung vorläufig sehr skeptisch gegenüberstehen müssen.

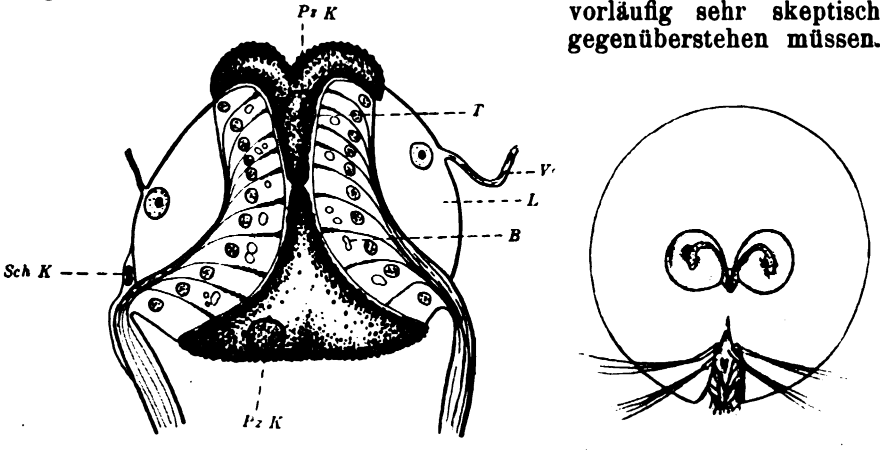


Fig. 487. Fig. 488.

Fig. 487. Querschnitt durch das Medianauge von *Cypris crassa* nach NOWIKOFF. *Pz.K* Kern der Pigmentzelle, *T* Zone des Tapetums, *L* Linse, von der Bindegewebsstränge (*Vs*) zur Epidermis gehen, *B* Binnenkörper, *Sch.K* Kern der plasmatischen Nervenscheide.

Fig. 488. Eine Tiefsee-Ostracode *Gigantocypris agassizi* MÜLLER mit bandförmigen Augen und runden Reflektoren. Nach WOLTERECK.

Cladoceren. Das Medianauge ist, wohl infolge der riesigen Ausdehnung des Komplexauges, immer klein und fehlt manchen Arten ganz. Bei *Daphnia pulex* enthält jeder der drei Becher vier Sehzellen. Für *Simocephalus simus* wird nur eine Pigmentmasse mit vier Sehzellen angegeben. Bei manchen *Lynceus*-Arten ist es so groß, wie das zusammengesetzte Auge.

Branchiuren (*Argulus*). Das Medianauge ist sehr groß, dreiteilig, und sitzt der Rückenfläche des Gehirns hinten auf. Pigmentbecher mit Tapetum. Jeder Becher mit ziemlich vielen Sehzellen.

Cirripedien. Das Medianauge ist dreiteilig, mit kleinem ventralen Becher. Es erhält sich von der Naupliuslarve an bis zum festsitzenden Geschlechtstier, während die 2 Komplexaugen beim Uebergang in das sessile Stadium mit der zweiklappigen Schale abgeworfen werden.

Copepoden. Das Medianauge sitzt dem Gehirn vorn auf oder liegt vor ihm (*Eucalanus* **478**, **480**). Es kann sehr verschieden gestaltet sein. Die Sehzellen enden an der dem Pigment zugekehrten Seite mit einer dunklen Zone, welche von HESSE als Stiftchensaum angesehen wird, während sie von ESTERLY einfach als Basalplatte (**481** *la.ba*) beschrieben wird, da er die Nervenfasern durch sie hindurchgehen und mit kleinen Knöpfchen in der Nähe der Binnenkörper enden sah. Die im allgemeinen typische Form hat in einigen Familien bedeutende Umwandlung erfahren durch Hinzutreten von großen Linsen oder Zerfall in sekundäre Becher, ohne aber irgendwie zu den Komplexaugen überzuleiten. So

hat sich bei der Asterocheride *Dyspontius* und Verwandten jeder Seitenbecher in einen vorderen und einen hinteren gesondert, so daß das Auge fünfteilig ist.

Bei *Pontella mediterranea* hat sich das Medianauge in zwei Dorsalaugen und ein Ventralauge gespalten. Jedes der beiden Dorsalaugen besteht aus einer cuticularen zylindrischen Linse und vier Pigmentbechern mit Sehzellen, von denen zwei medial und zwei lateral liegen (**489**). Die Innenfläche der Becher wird von einem Tapetum bedeckt. Von den medianen Bechern hat der vordere zwei, der hintere eine invertierte Sehzelle mit einem großen, wohl durch Wandverdickung entstandenen „Rhabdom", welches von einer hellen „Schaltzone" umgeben ist, die von den Neurofibrillen durchzogen wird. Die 2 Sehzellen des lateralen Bechers stoßen mit einer Basalplatte zusammen, welche wohl dem Rhabdom entspricht, enthalten außerdem Binnenkörper (Phaosome? in **489** nicht dargestellt) und sind wahrscheinlich nicht invertiert. Das unpaare Ventralauge (**490**) enthält 6 Sehzellen, die

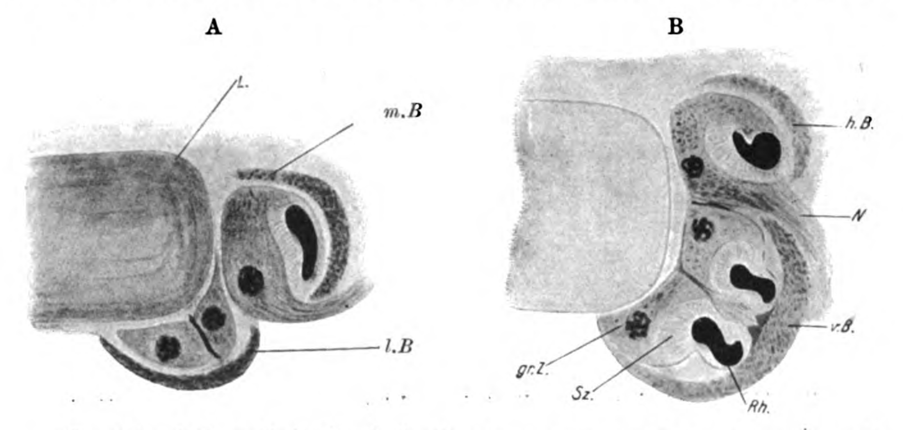


Fig. 489. **A** Querschnitt durch das Dorsalauge von *Pontella mediterranea* nach LEDER. **B** Horizontalschnitt durch das Dorsalauge von *Pontella mediterranea* nach LEDER, schematisiert. Es sind nur die medialen Becher zu sehen, weil sie mehr dorsal liegen als die lateralen. *L* Linse, *m.B, l.B, v.B, h.B* medialer, lateraler, vorderer, hinterer Becher, *gr.Z* granulierte Zone mit Kernen, *Tz* Schaltzone, *Rh* Rhabdom, *N* Nervenfaser.

paarweise zusammen gehören. Drei von ihnen (*v.M, i.L*) legen sich mit einer faltigen Wandverdickung gegen die größeren Zellen (*h.M, ä.L*), welche ein Rhabdom mit umgebenen Schaltzonen umschließen. Der große Pigmentbecher scheint aus zwei Riesenzellen zu bestehen und scheidet ein grünlich schillerndes Tapetum ab. Die Nervenfasern treten von unten an die Sehzellen heran, so daß diese eine Mittelstellung zwischen einer zugewandten und einer abgewandten Lage haben. Das Chitin verdickt sich zu einer corneaartigen Linse, und zwar bei beiden Geschlechtern in etwas verschiedener Weise. Die Augen dieser Art zeigen prinzipiell nichts Neues im Vergleich mit dem dreiteiligen typischen Medianauge. Man kann daher annehmen, daß sie aus diesem durch Abspaltung und weiterer Differenzierung entstanden sind, zumal die Neigung zu solchen Vorgängen bei Copepoden wiederholt beobachtet wird. So besitzt die Pontellide *Anomalocera* jederseits 2 Augen mit je einer Linse.

Bei der Harpactide *Miracia efferata* zeigt sich der Anfang einer Entwicklungsrichtung, welche weiterhin zu den eigenartigen Verhältnissen der Corycäiden und der Pontellide *Labidocera* führt: zwischen Linse und Sehzellen schiebt sich als ein zweiter dioptrischer Apparat ein Kristallkörper ein, wodurch eine äußere Aehnlichkeit mit dem Omma eines Fazettenauges entsteht. Bei *Miracia* (**491**, **492**) haben sich die Seitenbecher sehr vergrößert, während der Mittelbecher rückgebildet ist auf einen schmalen Strang, welcher die beiden Augen fest verbindet, die noch dem Gehirn dicht aufsitzen. In einiger Entfernung von ihnen haben sich aus der Epidermis zwei riesige Linsen gebildet, von deren Umgebung bindegewebige Fäden zu den Augen ziehen und zwei unvollständige Röhren darstellen. Die vier Sehzellen (drei große und eine kleine) enthalten je einen länglichen, wohl als Phaosom zu deutenden Binnenkörper und scheinen zusammen den großen Kristallkörper (*Kk*)

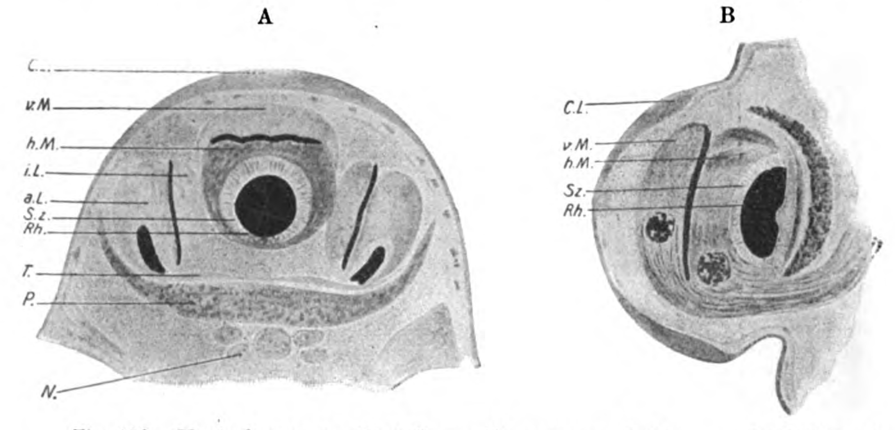


Fig. 490. Ventralauge von *Pontella mediterranea* nach LEDER. **A** Horizontalschnitt. **B** Sagittalschnitt, schematisch. *C.l* Corneallinse, *v.M*, *h.M* vordere, hintere Medianzelle, *i.L*, *ä.L* innere, äußere Lateralzelle, *T* Tapetum, *P* Pigment, *N* Nerv, *S.z* Schaltzone, *Rh* Rhabdom.

ausgeschieden zu haben, falls sich nicht später herausstellen sollte, daß er wie bei *Labidocera* zelliger Natur ist. Der Pigmentbecher besteht aus einem dorsalen, einem hinteren und einem seitlichen Stück und umfaßt jede Sehzelle mit einem Tapetum.

Bei *Labidocera* und den Corycäiden kommt als Novum hinzu, daß die Sehzellen zugleich das Pigment enthalten. Diese Tatsache ist nicht weiter auffallend, da sie bei vielen anderen Wirbellosen beobachtet wird, und die Sehzellen und Pigmentzellen der Entomostracen (**479**) aus derselben Gruppe von eingestülpten Epidermiszellen hervorgehen. **493** zeigt das linke Dorsalauge einer von PARKER untersuchten nordamerikanischen Pontellide, von der ich vermute, daß sie zur Gattung *Labidocera* gehört, von der linken Seite im optischen Schnitt. An die Cuticula stößt eine sehr große, konzentrisch geschichtete und harte Linse, welche aus Chitin besteht und bei den Häutungen abgeworfen wird. An sie schließt sich eine kugelige Masse von Zellen, von denen zwei innere kein Pigment enthalten und eine helle rundliche Masse, ähnlich einem Kristallkörper, bilden. Um sie herum gruppieren sich die Retinazellen, welche im Gegensatz zu den typischen Medianaugen schwarzes Pigment

enthalten. Acht von ihnen umschließen je einen stabförmigen Binnenkörper und sind als die eigentlichen Sehzellen anzusehen. Der aus dem Gehirn kommende Nerv tritt von hinten an dieses eigentümliche Auge, das vermutlich aus einer Gruppe von in die Tiefe gewanderten Epidermiszellen hervorgeht. Zu diesem Auge gehört ein vorderer und

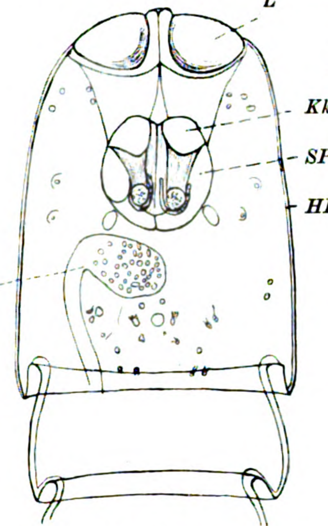


Fig. 491. Fig. 492.

Fig. 491. Dorsalansicht der Augen von *Miracia efferata*. $^{150}/_{1}$. Fig. 492 Sagittalschnitt durch das Auge ohne die Linse. $^{380}/_{1}$. *L* Linse, *Kk* Kristallkörper, *DP*, *HP*, *SP* dorsaler, hinterer, seitlicher Pigmentabschnitt, *T* Tapetum, *N* Nerv, *VMl* vorderes Marklager des Gehirns, *n* Kern einer Sehzelle. Nach CLAUS.

ein hinterer Muskel. Da beide Augen in der Mediane fest miteinander verwachsen sind, so werden sie durch diese Muskeln stets zusammen bewegt. Es scheint, daß das proximale Zellende dem Lichte zugekehrt ist, so daß also die Retinazellen eine inverse Lage haben. Ueber das ventrale unpaare Auge dieser Art fehlen Angaben.

Den eigenartigsten, freilich morphologisch und physiologisch noch wenig geklärten Bau zeigen unter den Copepoden die Seitenaugen der **Corycäiden**, deren Körper bei vielen Arten durch die prachtvoll

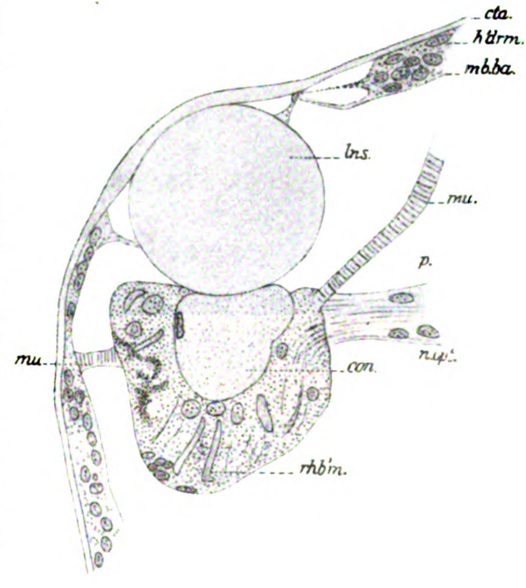


Fig. 493. Linkes Dorsalauge einer Pontellide (*Labidocera?*), von der linken Seite gesehen, nach PARKER. *lns* Linse, *cta* Cuticula, *h'drm* Hypodermis, *mb.ba* Basalmembran, *mu* Muskel, *n.opt* Opticus, *con* durchsichtige Sekretmasse, *rhb'm* rhabdomartiger Binnenkörper.

metallisch glänzenden Farben auffällt. Sie lassen sich auffassen als die Seitenbecher des Medianauges, dessen Mittelbecher durch ein isoliertes medianes Bläschen dargestellt wird. Die Seitenaugen besitzen riesige Linsen am Stirnrand des Körpers, während das eigentliche Auge bei *Sapphirina* nicht weit dahinter, bei *Copilia* (**494**) in der Mitte des Körpers und bei *Corycaeus* sogar noch weiter nach hinten liegt. Bei *Copilia* (**494**) stehen beide Linsen weit auseinander, bei *Sapphirina* sind sie einander genähert und stoßen bei *Corycaeus* in der Mediane fast zusammen. Dazu kommen nicht selten Unterschiede in der Ausbildung des Auges bei den Geschlechtern. Da fast alle Copepoden hauptsächlich nachts an der Oberfläche sich aufhalten, am Tage in größere Tiefen hinabsteigen, dient die große Linse vermutlich zur Lichtsammlung. Daneben kann sie zum Sehen in der Nähe dienen, da die Sehzellen im weiten Abstand von ihr liegen. Diese erinnern an diejenigen von *Labidocera*, insofern als sie Pigment und einen langen Binnenkörper, welcher wohl mit Unrecht als Rhabdom bezeichnet wird, enthalten. Es sind nur drei, vielleicht auch vier Sehzellen vorhanden, welche einen stabförmigen, bei *Copilia* (**494**, **495**) nach innen umgebogenen Körper bilden, an dem der Opticus (*n.o*) sich in der Mitte ansetzt. Dieser Pigmentstab umgreift vorn einen lichtbrechenden Kristallkörper, von dem es noch nicht bekannt ist, ob er wie bei *Labidocera* zelliger Natur ist oder von den Sehzellen ausgeschieden wird. Wie bei dieser Gattung, sind auch Muskeln vorhanden, welche die Sehzellen hin und her bewegen können. Nach CLAUS sollen freilich die Bewegungen des Auges sekundär durch die Bewegungen des Darms veranlaßt werden, während EXNER vermutet, daß durch sie der Gegenstand gleichsam

Fig. **494**. Weibchen von *Copilia quadrata* nach GIESBRECHT. $^{20}/_{1}$.

optisch abgetastet wird. Zwischen Linse und Auge spannt sich eine lange Röhre von faserigem Bau und daher wohl von bindegewebiger Natur aus.

II. Die Komplexaugen der Krebse

werden auch zusammengesetzte oder Facettenaugen genannt, weil in ihnen eine Anzahl Einzelaugen, die Ommen (Ommatidien, Facettenglieder) zu einer morphologischen und physiologischen Einheit verbunden sind. Die morphologische Einheit ergibt sich aus der engen Zusammenlagerung der Ommen und ihrer Versorgung durch dasselbe System von Ganglien (**501**, **518**, **524**). In Anpassung an besondere Verhältnisse kann eine Spaltung des Auges in zwei oder mehr Abschnitte eintreten. So tritt bei manchen pelagischen Krebsen eine Teilung des Auges in ein nach oben sehendes dorsales „Scheitelauge“ und in ein nach vorn und unten gerichtetes „Seitenauge“ ein (Polyphemiden [**501**], *Phronima* [**505**], *Hyperia,* Euphausiden [**516**]). Für die Ampelisciden (**509**) ist sogar eine Dreiteilung charakteristisch, indem jedes Auge in ein nach oben, nach vorn und nach hinten gerichtetes Sehorgan sekundär zerfallen ist. Auch bei andern Amphipoden kommt Aehnliches vor. Der umgekehrte Prozeß führt dazu, daß die ursprünglich auf der linken und rechten Kopfseite gelegenen Augen sich in der Mediane einander nähern und schließlich zu einem unpaaren Facettenauge verschmelzen. So finden wir sie unter den Phyllopoden bei *Apus* (**483**), *Limnadia* und *Limnetis* stark genähert und bei den Cladoceren (**259**, **500**) zu einem großen, über dem Medianauge gelegenen Sinnesorgan vereinigt. Die Komplexaugen sind ursprünglich sitzend und unbeweglich; in verschiedenen Gruppen, ganz unabhängig voneinander, erheben sie sich über das Niveau des Kopfes und werden gestielt. So besitzen unter den Entomostraca *Branchipus* und *Artemia* bewegliche Augenstiele, während unter den Malacostraca die Leptostraca (*Nebalia*) und alle höheren Formen bewegliche Augenstiele haben, die zuweilen (**519**) von auffallender Länge sind. *Squilla mantis* kann durch die Augenstiele denselben Gegenstand mit beiden Augen fixieren, sogar bis zu 80 cm Entfernung. Der umgekehrte

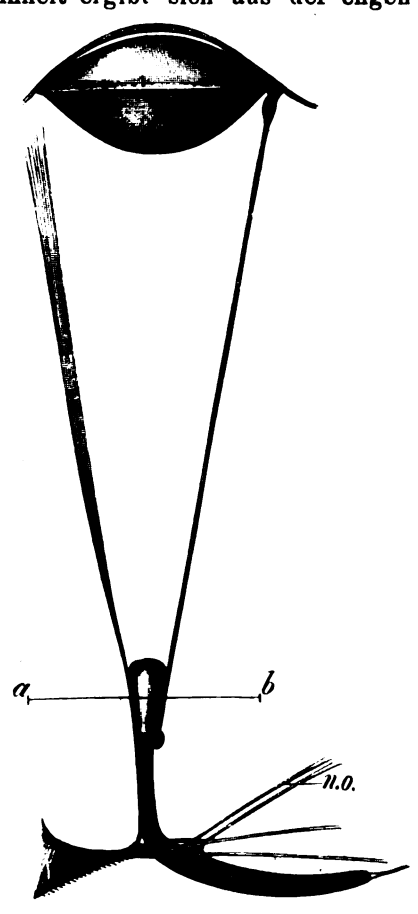


Fig. 495. Auge von *Copilia* nach Grenacher. *n.o* Opticus, *a—b* Bildebene.

Vorgang, daß das Auge in die Tiefe rückt, wird selten beobachtet. So legt sich bei einigen Phyllopoden (**482**, **484**) eine Hautfalte schützend über das Auge hinüber, und bei Cladoceren (**501**) verwächst sie wieder mit der Haut, so daß das Auge von einer doppelten Epidermisschicht bedeckt ist. In beiden Gruppen ist das Auge durch besondere Muskeln beweglich. Schon diese äußeren Verhältnisse der Komplexaugen der Krebse bekunden eine erstaunliche Mannigfaltigkeit, welche sich außerordentlich steigert bei Betrachtung der inneren Strukturen, so daß Chun mit Recht schreiben konnte: „Der feinere Bau des Auges ist ein untrüglicher Gradmesser für die biologischen Eigenarten.“ Da die zusammengesetzten Augen unter den Entomostracen (Phyllopoden, Cladoceren, Ostracoden) weit verbreitet sind und nur den Copepoden und Cirripedien fehlen, wird man annehmen dürfen, daß sie von einer gemeinsamen Stammform aller Krebse erworben wurden. So ist auch der trotz aller Unterschiede im einzelnen sehr einheitliche Bau verständlich. Die Zahl der Ommen eines Auges unterliegt in den verschiedenen Gruppen großen Verschiedenheiten und schwankt zwischen 4 und über 3000. Sie ist gering bei jugendlichen Individuen und vergrößert sich durch eine meist am medianen Augenrande befindliche Bildungszone während des Wachstums im Zusammenhang mit den Häutungen. Bei vielen Tiefseebewohnern ist die Zahl der Ommen sekundär verringert. Ein Omma besteht aus dioptrischen (Licht brechenden), katoptrischen (Licht absorbierenden oder reflektierenden) und perzipierenden Elementen. Die dioptrischen setzen sich zusammen aus Cornea (Linse) und Kristallkörper bzw. deren Zellen; die katoptrischen aus Pigment in Pigmentzellen, Sehzellen, eventuell auch in Tapetumzellen; als lichtempfindliche Teile gelten die von den Sehzellen gebildeten Rhabdome (Sehstäbchen), welche durch Neurofibrillen mit einem oder mit mehreren Ganglien in Verbindung stehen (**482**, **500**, **509**, **518**, **524**). Das den letzteren zugekehrte innere Ende der Stäbchen oder Sehzellen wird als das proximale, das entgegengesetzte als das distale bezeichnet.

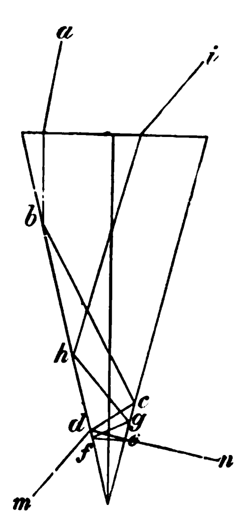


Fig. 496. Totale Reflexion eines Lichtstrahls in der Spitze eines Kristallkegels, nach Exner aus Demoll.

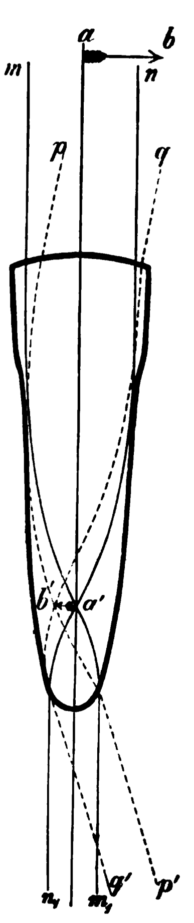


Fig. 497. Gang der Strahlen in Cornea und Kristallkegel von *Lampyris*, nach Exner.

Die Linse oder Cornea eines Ommas geht aus dem Chitin der Haut hervor und ist fast immer aus zwei oder mehreren Schichten aufgebaut. Sie fehlt noch bei Phyllopoden (**502**), Cladoceren (**501**) und Amphipoden (**508**). Sie springt ursprünglich nur nach innen mit ge-

wölbter Fläche vor, ist also plankonvex (**520**) und gewinnt auf höherer Ausbildungsstufe an Lichtkraft, indem sie bikonvex wird (**525**). Bei manchen Tiefseeschizopoden ist sie zur stärkeren Lichtsammlung konvex-konkav (**516**, **518**). Wenn die Linsen fehlen, ist bei Flächenansicht keine Facettierung vorhanden. Bei *Artemia,* manchen Asseln und den Nebalien schließen die Ommen nicht eng aneinander, und die Linsen (bei *Artemia* noch fehlend) sehen daher von oben rund aus. Meist be-

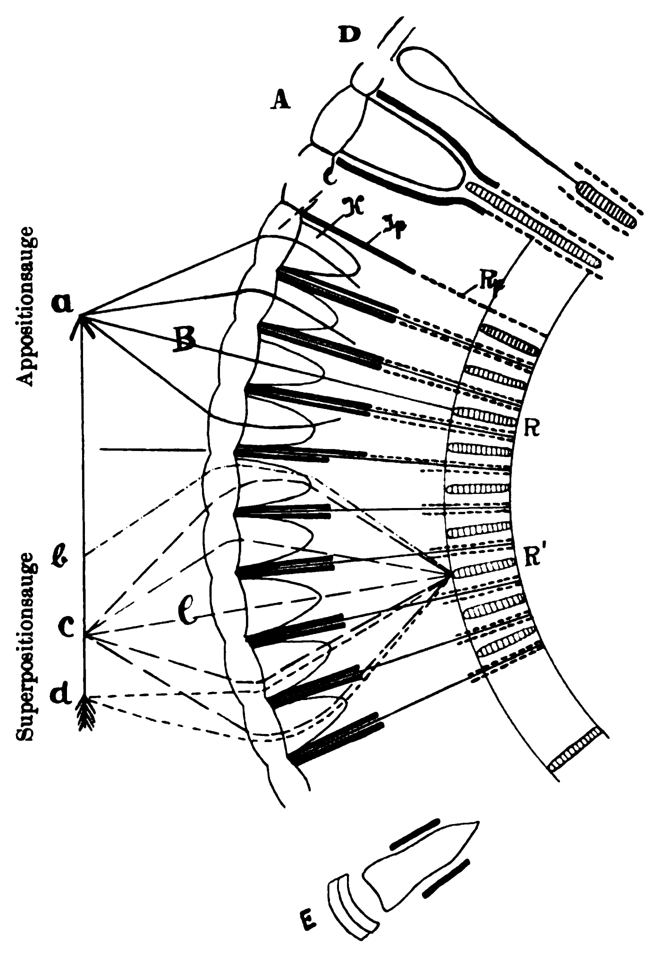


Fig. 498. Ommen von Crustaceen, schematisch. *C* Cornea, *K* Kristallkörper, *R* Rhabdom, —— Irispigment, ... Retinapigment. A Amphipod. B Decapod, Lichtstellung. C Decapod, Dunkelstellung. D *Phronima*, retinopigmentär. E Tiefseeschizopod, iridopigmentär. Orig.

rühren sich die Linsen jedoch und haben dann einen hexagonalen Umriß (Isopoden, Stomatopoden, Brachyuren, viele Macruren), während die höheren Macruren viereckige Linsenfelder haben. Es gibt auch Uebergänge zwischen beiden Typen. So sind die Linsen von *Astacus* viereckig, nur am Rande sechseckig. Die Larven von *Homarus* und *Palinurus* haben sechsseitige Facetten, die später vierseitig werden; die ersteren sind offenbar die primitiveren. Bei *Gonodactylus* kommen

beide Formen nebeneinander vor. Die sog. Corneagenzellen (**520** *co.z*), welche die Linse ausscheiden, gehören zu der Hypodermis. Bei den meisten Krebsen treffen wir zwei derselben unter jeder Linse in ganz bestimmter Anordnung an. Nur bei Amphipoden und Phyllopoden (mit Ausnahme von *Branchipus*, welcher fünf hat) finden wir mehr Zellen ohne feste Zahl und Anordnung, was als der ursprüngliche Zustand anzusehen ist.

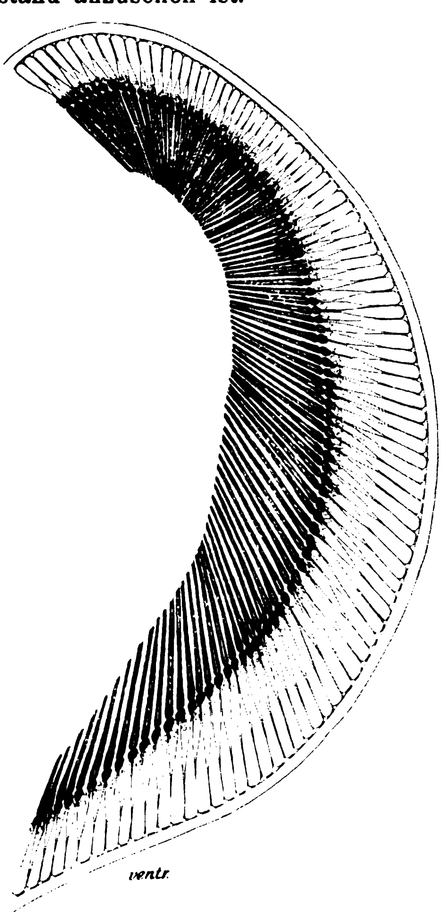


Fig. 499. Schnitt durch das Facettenauge von *Mantis religiosa* nach HESSE. Ventral (*ventr*) lange, wenig divergierende Ommen, dorsal kurze, stark divergierende.

Die zweite nach innen folgende Zone des Ommas wird von vier Kristallkörperzellen gebildet, welche in ihrem Innern den festen und stark lichtbrechenden Kristallkörper ausscheiden (eucones Facettenauge). Dieser besteht daher aus vier Stücken und zeigt im Querschnitt zwei sich rechtwinklig kreuzende Linien (**503** *b, c*). In jeder Zelle wird der Quadrant als selbständiges Tröpfchen angelegt, und erst später legen sich die vier fest aneinander. Bei Schizopoden treten von den vier Zellen nur zwei in Funktion, so daß der Kristallkörper zweiteilig ist. Dies leitet zu den Amphipoden und Isopoden über, wo überhaupt nur 2 Zellen vorhanden sind und der Kristallkörper daher zweiteilig sein muß. Nur bei den Phyllopoden *Limnadia* und *Estheria* und den Cladoceren steigt die Zahl dieser Zellen und der Teile des Kristallkörpers bis auf fünf. Bei der primitiven Organisation dieser Gattungen wird man hierin das ursprüngliche Verhalten zu sehen haben und annehmen, daß, wie bei den Zellen der Linse, eine allmähliche Reduktion der Zahl eingetreten ist. Der Kristallkörper ist auf niederer phyletischer Stufe ein kleines, rundes (**500**), ovales (**502**), birn- oder kegelförmiges Gebilde am distalen Ende der sehr viel größeren Zellen, die sich nach innen bis zum Rhabdom, bei den Decapoden (**522**) sogar noch weiter bis zur Basalmembran fortsetzen und deren Kerne (sog. SEMPERsche Kerne) laterad oder proximad von ihm liegen. Je höher das Auge sich entwickelt, desto größer wird im allgemeinen der Kristallkörper und dehnt sich dabei proximad aus. Bei den Decapoden nimmt er sehr häufig die Gestalt eines Zylinders (**520**) oder Kegels (**524**) an, dessen nach außen gekehrter Basis die vier Kerne anliegen, während der proximale Teil der Zellen als verschieden

langer und spitzer Protoplasmakegel das Licht zum Rhabdom weiter leitet. Schließlich geht auch dieser in den Kristallkörper über, der sich dann proximad in eine lange Spitze auszieht (**498** D) und beim Scheitelauge von *Phronima* 4—5 mm lang werden kann. Die Kristallkegel sind geschichtet und brechen in der Mitte das Licht am stärksten. Die dünne, häufig fadenförmige Spitze kann gekrümmt oder im Winkel gebogen sein, was darauf hinweist, daß das Licht in ihr durch totale Reflexion (**497**) weitergeleitet wird. Pseudocone und acone Augen sind nur bei einigen Krabben beobachtet worden. Bei Krebsen, welche im Dunkeln leben (vgl. weiter unten bei Amphipoden und Decapoden) verkümmert oder verschwindet der Kristallkörper zuerst oder sehr früh, während er umgekehrt in der Ontogenie spät auftritt. Die dritte Zone des Ommas besteht aus den Seh- oder Retinulazellen mit ihrem zentralen Rhabdom (**502**, **503** *ra*; **521** *Rh*; **516**, **518** *rh*). Die Gesamtheit der Retinulae bildet die Retina. Es sind ursprünglich fünf Sehzellen in einem Omma vorhanden, so bei den Phyllopoden (außer *Apus*), Cladoceren und Amphipoden. Die Zahl steigt bei den meisten Krebsen auf sieben, wozu bei den Decapoden noch eine achte rudimentäre kommen kann, und bei *Oniscus* durch weitere Verdoppelung bis 14. Querschnitte durch eine primitive Form, *Branchipus* (**503** *a—f*), ergeben das Bild eines zentralen Kanals, des Rhabdomkanals (*rk*), um den die Sehzellen radienförmig angeordnet sind. Am oberen Ende erweitert sich der Zentralkanal trichterförmig und umgreift die proximale Spitze der Kegelzellen (**502**). Die inneren Kanten der Sehzellen, welche den Kanal umschließen, sind eigentümlich verdickt (**503** *e*) und von einem alveolären Saum umgeben, der vermutlich aus Neurofibrillen besteht. Die Verdickung selbst wird entweder als eine cuticulare Bildung oder wohl richtiger als ein Saum verklebter Stiftchen gedeutet. Wegen des in den Sehzellen vorhandenen Pigments lassen sich die Fibrillen der Nervenfaser, in die jede Zelle proximal übergeht, nicht bis zu jenen Verdickungen ver-

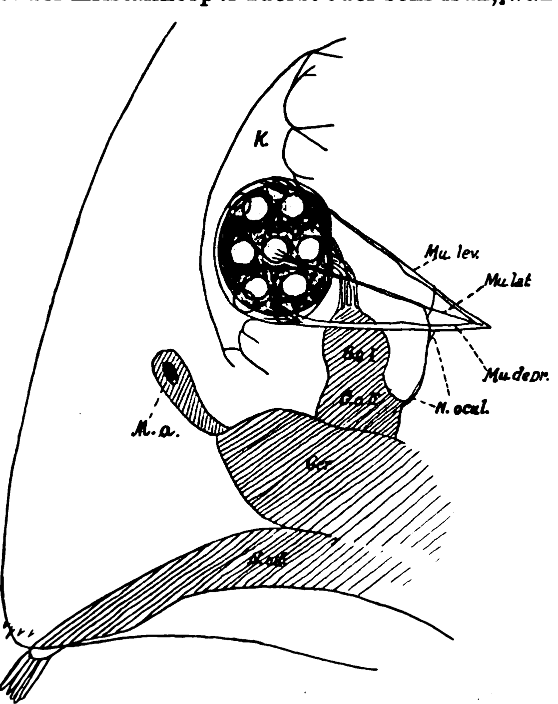


Fig. 500. Auge von *Hyalodaphnia cucullata*, von der Seite gesehen, nach WOLTERECK, verändert. *K* Augenkammer mit bindegewebigen Maschen, *d* dorsal, *v* ventral, *G.o* Ganglion opticum, *Cer* Gehirn, *N.ocul* Nerven der Augenmuskeln, *Mu.lev* Levator, *Mu.lat* seitliche Augenmuskeln, *Mu.depr* Depressor, *M.a* Medianauge.

folgen. Jede verdickte Längskante wird als „R h a b d o m e r" bezeichnet; die Kanten verschmelzen meist untereinander zu einem stab- oder röhrenförmigen Gebilde von eckigem oder sternartigem Querschnitt, dem „R h a b d o m", welches den Lichtreiz aufnimmt und auf das Nervensystem überträgt. Bei primitiven Gruppen ist das Rhabdom homogen. Im Gegensatz hierzu finden wir bei der großen Mehrzahl der Krebse geschichtete Sehstäbchen, welche aus 10—20 übereinander liegenden Plättchen bestehen (**508, 516, 520**). Jedes Plättchen ist quer gestrichelt und hat die Form eines Halb- oder Viertelkreises, welcher an der Sehzelle angeordnet ist, wie der Zahn an einer Zahnstange (**523**). Die einander gegenüber liegenden Sehzellen legen sich mit ihren Plättchen zusammen und bedingen so die Schichtung des Rhabdoms, dem natürlich ein

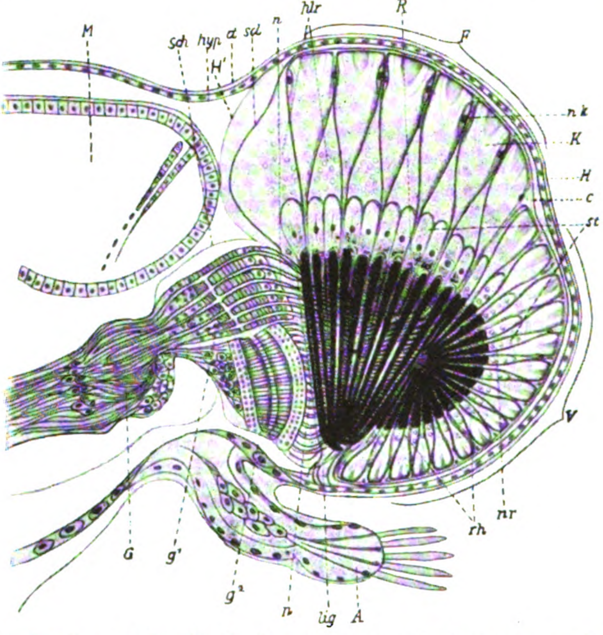


Fig. 501. Medianschnitt durch das Auge von *Bythotrephes* nach MILTZ. $^{190}/_{1}$. *A* erste Antenne, *c* Cornea, *ct* Cuticula, *F* Frontauge, *G* Gehirn, g^1, g^2 dorsaler, ventraler Teil des Ganglion opticum, *H* äußere Augenhülle, *hlr* mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum, *hyp* Hypodermis, *K* Kristallkegel, *lig* Ligament, *M* Magen, *n* Nervenfasern, *nk* Kern der Kegelzelle, *nr* Kern der Retinazelle, *rh* Rhabdom, *sch* Scheide des Opticus, *scl* Sclera, *st* Stützzellen, *V* Ventralauge.

Zentralkanal fehlt. Die Substanz des Rhabdoms ist immer stärker lichtbrechend als das umgebende Protoplasma. Das Licht wird in ihm durch totale Reflexion an den Wänden zusammengehalten. Daher sind die Rhabdome auch nicht selten gekrümmt oder geknickt und von ansehnlicher Länge. Die aus den einzelnen Ommen austretenden Nervenfasern durchsetzen eine bindegewebige Basal- oder Grenzmembran (**502** *bm*; **524** *ml*) und treten dann zu einer meist von Pigment durchsetzten Faserschicht (**524** *n*) zusammen, welche zu dem ersten Ganglion, dem sog. R e t i n a l g a n g l i o n, führt. Bei *Limnadia* (**482**) ist dieses allein vorhanden. Auf dieses folgt bei den übrigen Phyllopoden und den Cladoceren (**500**) noch ein zweites Ganglion; bei *Nebalia* sind im ganzen

drei Ganglien vorhanden, bei den Decapoden (**524**) und Schizopoden vier. Die allmähliche Zunahme geht hieraus deutlich hervor. Ueber ihre Bedeutung zur Verstärkung der zentralen Erregungen vgl. die Einleitung S. 18.

Außer dem in den Sehzellen und um die Nervenfaser herum verteilten Pigment findet sich bei allen Krebsen noch eine zweite Sorte von Pigmentzellen, die Iris- oder Hauptpigmentzellen. Dazu kommt bei sehr vielen Arten noch eine dritte Sorte, die Tapetumzellen. Bei den Phyllopoden gehören die Iriszellen noch nicht in bestimmter Zahl zu jedem Omma, sondern treten als vereinzelte interommäre Stütz-

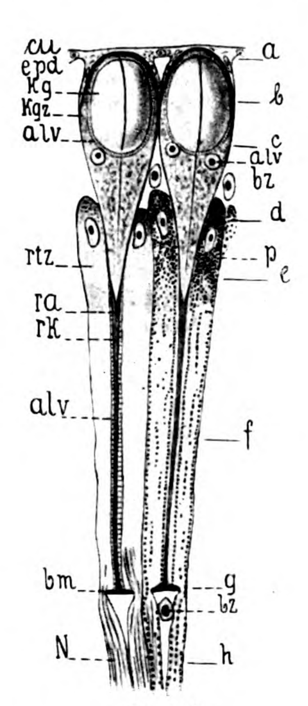


Fig. **502**.

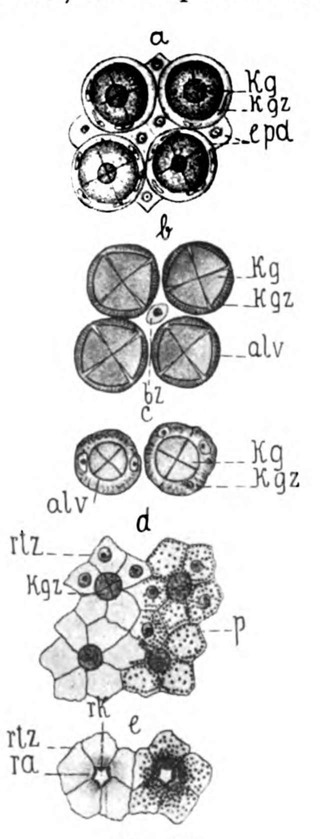


Fig. **503**.

Fig. **502**. Längsschnitt durch zwei Ommen von *Branchipus stagnalis* nach NOWIKOFF. $^{500}/_{1}$. *alv* Alveolarsaum, welcher wahrscheinlich aus Neurofibrillen besteht, *bm* Basalmembran, *bz* Blutzelle, *cu* Cuticula, *epd* Epidermis, *Kg* Kristallkegel, *Kgz* Kristallkegelzelle, *N* Nerv, *ra* Rhabdom, *rk* Rhabdomkanal, *rtz* Sehzelle, *p* Pigment, *gm* Grenzmembran der Retinazelle.

Fig. **503**. Querschnitte der Figur **502** aus der Höhe a—e nach NOWIKOFF.

zellen auf. Auch für die Isopoden werden zahlreiche kleine pigmentierte oder helle Zellen zwischen den Ommen angegeben. Bei den übrigen Ordnungen treffen wir sie in bestimmter Zahl und Anordnung als lange Zellen an, welche scheidenartig die Kristallkörperzellen umhüllen und von der Cornea bis zu den Sehzellen reichen (**520** *I.Pg*). Bei Amphipoden und Leptostracen treten sie in derselben Zahl und Anordnung auf wie die Sehzellen, setzen diese also distal fort (bei

ersteren 5, bei letzteren 7). Die Decapoden (und Cladoceren?) besitzen nur zwei Hauptpigmentzellen in jedem Omma, und bei den Schizopoden wird jedes Teilauge von sechs Pigmentzellen umgeben, von denen aber jede gleichzeitig zu drei Ommen gehört (**517**). Der ursprünglich interommäre Charakter der Irispigmentzellen kommt hierin noch deutlich zum Ausdruck, und zwar leiten sie sich von der Hypodermis ab.

Während nun die Irispigment- und die Retinazellen fein verteiltes braunes oder schwarzes Pigment enthalten, ist dasjenige der sog. Tapetumzellen mehr gelbbraun gefärbt und zeigt sich in groben Brocken. Es dient als Lichtreflektor und verleiht den Augen in der Ansicht von oben einen weißlichen Schimmer. Solche Tapetumzellen kommen nur bei gewissen Schizopoden und Decapoden vor und liegen interommär neben der Basalmembran (**520** *Ta.Z*) oder auch unter dieser zwischen den Nervenfasern. Sie scheinen mesodermalen Ursprungs zu sein. Die Komplexaugen der Krebse sind nun meist irido- und retinopigmentär, einige Gruppen haben aber nur die eine oder die andere Sorte. So sind manche Tiefseekrabben und Schizopoden (*Nematoscelis, Stylocheiron* **516**) nur iridopigmentär, während *Phronima* und verwandte Amphipoden und die Sergestiden aus 500 m Tiefe nur Retinapigment aufweisen (**498** D). Der ursprüngliche Zustand ist offenbar der retinopigmentäre, denn er ist charakteristisch für die Augen fast aller andern Tierklassen, und außerdem findet er sich bei den primitiven Phyllopoden (**502**), deren vereinzelte pigmenthaltige Stützzellen keine Rolle spielen. Später sind zur besseren optischen Isolation der Rhabdome interommäre Hypodermiszellen zu den Irispigmentzellen geworden. Bei *Phronima* und *Sergestes* (**496** bei *d*) fehlen die Irispigmentzellen, weil derselbe Zweck durch die lange Spitze des Kristallkegels erreicht wird. Dieser muß nämlich, wie **496** erkennen läßt, zur Folge haben, daß schräg einfallende Strahlen durch totale Reflexionen herausbefördert werden. Es gelangen also nur die in der Sehachse des Ommas liegenden Strahlen zum Rhabdom. Das Fehlen des Retinapigments bei den genannten Tiefseeformen erklärt sich daraus, daß das Auge dauernd in der typischen Dunkelstellung sich befindet, und einen besonderen Schutz gegen zu starke Belichtung nicht nötig hat. Eigenartig verhalten sich die Polyphemiden: ihre Stütz(Iris)zellen führen proximal Pigment (**501** *st*) und umhüllen damit die Retinazellen; die lange Spitze des Kristallkegels reicht bis zum Rhabdom. Sie sind also in Wirklichkeit nur retinopigmentär.

Physiologie des Fazettenauges der Krebse und Insekten.

Das oft aus Tausenden von Einzelaugen zusammengesetzte Sehorgan der Arthropoden hat zu vielen Ueberlegungen angeregt. Es standen sich ursprünglich zwei Theorien gegenüber bezüglich der Art, wie die vielen Ommen zur Erzeugung eines Bildes zusammenwirken. Der Berliner Physiologe Joh. Müller (1826) hat zuerst die richtige Theorie des musivischen (μούσειος mosaikartig) Sehens begründet, wonach jedes Omma einen Bildpunkt, viele Ommen zusammen ein Bild erzeugen. Gottsche (1852) widersprach ihr, weil er fand, daß jede Linse eines Fliegenauges ein umgekehrtes Bild entwirft. Er schloß daraus, daß ebenso viele Bilder entstehen wie Ommen gereizt werden. Wie besonders Exner betont hat, ließ Gottsche die Wirkung des Kristallkegels außer acht. Außerdem muß jedes Rhabdom nach seinem



Bau eine funktionelle Einheit sein und kann daher nur einen Bildpunkt wahrnehmen. Endlich ist auch nicht zu erwarten, daß ein Arthropodengehirn gleichzeitig viele Hunderte von Bildern verarbeiten kann, da hierzu selbst der Mensch nicht imstande ist.

Der zylindrische oder kegelförmige Kristallkörper ist geschichtet und seine Brechbarkeit nimmt von außen nach innen zu. Da er ähnlich einer Linse eine Bild entwirft, spricht man nach Exner von einem „Linsenzylinder". Ein solcher hat zur Folge, daß die vom Punkt a (**497**) parallel einfallenden Strahlen *mn* in *a'* sich schneiden, um dann aus der Spitze als parallele Strahlen (*m'n'*) wieder auszutreten. Die vom Punkt *b* aus parallel einfallenden Strahlen *pq* schneiden sich in *b'*, werden nach derselben Seite hin abgebrochen, aus der sie gekommen sind, und verlassen ebenfalls als paralleles Lichtbündel die Spitze. Wäre der Kristallkegel in der Ebene der Schnittpunkte abgeschnitten, so würde bier ein umgekehrtes Bild *a' b'* liegen. So aber kommt ein aufrechtes Bild, daß in beliebigem Abstande aufgefangen werden kann, zwischen den austretenden Lichtbündeln zustande, ganz im Gegensatze zu den Linsenaugen, welche ein umgekehrtes Bild entwerfen (**603**).

Nach der Stellung des Irispigments zerfallen die Augen der Krebse und überhaupt der Arthropoden in zwei Gruppen, in die **Appositions-** und in die **Superpositionsaugen.** In dem Appositionsauge (**498** bei A) bilden Iris- und Retinapigment eine vollständige Scheide um jedes Omma, so daß dieses optisch von den Nachbarommen isoliert ist. Zu dem Rhabdom gelangen nur diejenigen Strahlen, welche in die zugehörige Cornea eingedrungen sind, aber nicht solche von den Nebenfazetten. Nur die der optischen Achse annähernd parallelen Strahlen erreichen das Rhabdom, denn die schief einfallenden werden, wie wir eben sahen (**497**), nach außen abgelenkt und vom Pigmentmantel absorbiert. Das Rhabdom erhält den Eindruck eines Bildpunktes daher nur von dem gerade vor ihm befindlichen Objektpunkt, mag dieser nah oder fern liegen, aber dieser Eindruck ist scharf, d. h. die Strahlen treffen das Rhabdom so, wie sie vom Objekte ausgehen. Eine Akkommodation ist daher nicht nötig und fehlt. Das Rhabdom berührt den Kristallkegel, indem es sich an ihn anlegt oder seine Spitze umgreift. Die kleine Cornea vermag nur wenig Licht zu sammeln, daher finden wir ein Appositionsauge hauptsächlich bei Taginsekten (**597** *b*), welche meist nur bei hellem Licht, am liebsten bei Sonnenschein, umherfliegen. Sobald die Dämmerung eingetreten ist, vermag eine Biene nicht mehr ihren Stock zu finden, und Libellen und Tagfalter rühren sich bei trübem Wetter nicht von der Stelle. Unter den Krebsen kommt ein solches Auge vor bei Isopoden und Amphipoden. Bei dem pelagischen *Phronima* ist das Irispigment wohl sekundär verloren gegangen (**498** bei D), weil die Lichtstrahlen durch die lange Spitze des Kristallkegels weiter geleitet werden und nicht aus ihr heraus können, und weil das Retinapigment das Rhabdom vor zu starker Belichtung zu schützen vermag.

In dem **Superpositionsauge** (**498** bei C) umgreift das Irispigment das proximale Ende des Kristallkegels mehr oder weniger. Es besteht aber eine breite Lücke zwischen ihm und dem Retinapigment, so daß nicht nur die vom Objektpunkt *c* ausgehenden Strahlen auf das Rhabdom *R'* gelangen, sondern auch solche von benachbarten Punkten (*b* und *d*). Das von *R'* wahrgenommene Bild ist aus diesem Grunde verschwommen, weil mehrere Bildpunkte „superponiert" liegen. Es hat aber dafür den Vorteil größerer Lichtstärke, weil es Licht nicht





nur von der zugeordneten Linse, sondern auch von den benachbarten empfängt. Wir finden es daher bei Nachtinsekten und den meisten Krebsen, weil diese am Boden der Gewässer nur einer schwachen Belichtung ausgesetzt sind. Die Rhabdome liegen in einem gewissen Abstand von den Kristallkegeln, damit von den Nachbarommen möglichst viel Licht zu ihnen gelangen kann. Der Raum zwischen ihnen wird von durchsichtigen Zellen, zuweilen auch von klarer Flüssigkeit (**518** *c.v*) eingenommen. Das Superpositionsauge kann nur ferne Gegenstände einigermaßen scharf sehen, da die Strahlen dann nicht zu sehr von den Achsen der Ommen abweichen. Nahe Gegenstände werden ganz verschwommene Bilder geben, da auf jedes Rhabdom zahlreiche Bildpunkte geworfen werden. Daraus ergibt sich vielleicht die Möglichkeit der Entfernungsabschätzung.

Pigmentwanderung.

Bei *Gammarus*, *Phronima*, decapoden Krebsen, manchen Insekten (Käfer, Wasserwanzen, Nachtschmetterlinge) und einzelnen Spinnentieren (Araneen, Skorpionen) vermag das Iris- und das Retinapigment innerhalb seiner Zellen zu wandern (s. Register) und dem Tier dadurch die Vorteile beider Stellungen zu gewährleisten. In der Lichtstellung (**498** B, **620**) breiten sich beide Pigmentsorten gegen einander aus, während sie in der Dunkelstellung (**498** C, **521**) möglichst weit auseinander rücken. Bei Dämmerungsinsekten verschiebt sich nur das Irispigment, während bei Krebsen auch die Retina- und zuweilen sogar die Tapetumzellen dieselbe Erscheinung zeigen. Der Uebergang aus der Dunkelstellung in die Lichtstellung erfolgt wohl infolge der stärkeren Reizung viel schneller als umgekehrt die Umwandlung des Lichtauges in ein Dunkelauge. Ersterer Vorgang dauert beim Weinschwärmer 1—3 Minuten, der letztere 1 Stunde und länger; bei *Palaemon* $^1/_2$ Stunde bzw. 1—1$^1/_2$ Stunden. Durch die rasche Anpassung an das Licht wird eine Ueberreizung des Auges vermieden, während eine Gefahr beim Uebergang ins Dunkle nicht vorliegt. Wahrscheinlich ist die Pigmentwanderung bei den Krebsen sehr weit verbreitet. Bei einigen Bewohnern der Tiefsee (Schizopoden [**516**], Krabben) findet sich das Irispigment dauernd in der Dunkelstellung, jene Fähigkeit scheint also verloren gegangen zu sein. Wenn dann bei den ersteren (**498** E) auch noch das Retinapigment vollständig fehlt, so ist dies als ein sekundärer Zustand anzusehen, der eintreten konnte, weil eine Ueberreizung des Rhabdoms ausgeschlossen ist. Die einfachste Form einer Pigmentwanderung ist bei *Branchipus gelidus* beobachtet worden: im Licht legt sich das Pigment dicht um das Rhabdom herum, während es im Dunkeln sich gleichmäßig durch die Retinazellen verteilt. Weitere Einzelheiten über die Pigmentwanderung s. bei decapoden Krebsen und Insekten.

Leistungsfähigkeit.

Der Laie könnte leicht das Fazettenauge für viel leistungsfähiger halten als ein Linsenauge, da die Bilder aufrecht und unabhängig von der Entfernung des Gegenstandes sind. Das wäre ein Irrtum. Ob das Bild auf der Netzhaut aufrecht oder verkehrt steht, ist für das im Gehirn sich vollziehende Verstehen des Bildes gleichgültig, denn der Organismus gewöhnt sich von Jugend an ebensogut an den einen



wie an den andern Modus. Alle Fazettenaugen sehen ferner nie sehr weit, weil viel zu wenige Ommen vorhanden sind, damit ein ferner Gegenstand noch so viele Rhabdome reizt, wie zum deutlichen Erkennen nötig sind. Das Auge von *Dytiscus marginalis*, welches zu den leistungsfähigsten Käferaugen gehört (vgl. **598**, S. 589) weist auf einem Quadratmillimeter etwa 3700 Rhabdome auf, während die Zahl der Stäbchen desselben Flächenraums bei den Linsenaugen von *Alciopa* auf 42000, bei Tintenfischen je nach der Art auf 60000—160000 (s. S. 485), bei der Ratte auf 1400000 geschätzt wird. Nach HESSE erregt ein ein Meter langer Stab in einer Entfernung von 1,37 m bei *Aeschna* in der dorsalen Augenregion etwa 60, in der ventralen nur 30 Rhabdome, während er im menschlichen Auge über 2000 in einer Linie liegende Stäbchen trifft. Die verhältnismäßig geringe Zahl der Rhabdome ist also ein sehr großer Nachteil des Komplexauges, denn nur in der Nähe befindliche Gegenstände werden eine genügende Anzahl von ihnen reizen. Die alltägliche Erfahrung lehrt, daß Libellen, Bienen, Tagschmetterlinge trotz ihrer hochentwickelten Augen eine Hand, die in 1—2 m von ihnen bewegt wird, nicht bemerken. Ein zweiter Uebelstand des Fazettenauges ist seine geringe Lichtstärke, denn die kleine Cornea kann nur wenig Licht sammeln und an den Kristallkegel weitergeben. Wir haben schon gesehen, wie die Natur ihm durch die Pigmentverteilung des Superpositionsauges auf Kosten der Deutlichkeit abzuhelfen sucht. Ferner haben Cornea und Kristallkörper die Fähigkeit zu fluoreszieren, d. h. sie verwandeln ultraviolettes, überhaupt kurzwelliges Licht in längerwelliges grünliches. Dadurch können geringe Lichtmengen, die an sich die Sehzellen nicht reizen würden, eine Form annehmen, die empfunden wird. Natürlich kann dadurch nur eine Hellempfindung, kein Bildsehen, zustande kommen. Die Fluoreszenzfähigkeit der Wirbeltierlinse ist hierfür zu schwach. Zur Lichtverstärkung werden häufig die Ommen nach außen sehr verlängert, wodurch die Cornea an Größe zunimmt und einen helleren Bildpunkt erzeugt. So entstehen lange, wenig divergierende Ommen, welche besonders deutlich sehen, aber natürlich den Nachteil eines kleinen Gesichtsfeldes haben. Sie nehmen meist nur den Scheitel des Auges ein (**501**, **516** *F*), während dieses mehr ventral von kürzeren, mehr divergierenden und daher ein weiteres Sehfeld beherrschenden Ommen ausgefüllt wird. Bei *Mantis religiosa* sind die langen Glieder die ventralen, der Beute zugekehrten (**499**), und sie gehen allmählich in die kurzen, stark divergierenden, dorsalen über. Bei den meisten Insekten und Krebsen sind die dorsalen die längeren, oder diese finden sich, wie bei *Aeschna*, in der mittleren Augenregion. Bei einigen pelagischen Krebsen (**501**, **505**, **516**) und einer Anzahl von Insekten (**589**, **590**, **594**) sondern sich nun diese beiden Gruppen scharf voneinander, und zwar meist so, daß das dorsale Stirnauge die langen Ommen, das ventrale Seitenauge die kurzen enthält (Näheres hierüber S. 591). Das erstere sieht besser und späht nach Beute oder nach den ♀ aus, während das letztere infolge des größeren Gesichtsfeldes die ganze Umgebung des Tieres kontrolliert, um das Herannahen von Feinden zu bemerken. Jenes ist ein Suchauge, dieses ein Warnauge, welches zuweilen (*Arachnomysis*, **518**) sich rückbildet und verschwindet. Ein anderes Mittel, um die Lichtstärke zu vermehren, ist eine starke Wölbung der Cornea; ich verweise auf die Tiefseeschizopode *Stylocheiron* (**516**), auf die Ampelisciden (**510**), bei denen sich sekundär vor zahlreichen Ommen eine sehr

große Linse gebildet hat, auf *Forficula* (**638**) und *Simulium* (**644**), lauter Gattungen, die hauptsächlich im Dunkeln leben. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Fazettenaugen nicht so leistungsfähig sind wie die Linsenaugen, und man kann daher die Frage aufwerfen, warum sie sich gebildet haben. Die Antwort finde ich darin, daß zuerst bei den Urarthropoden ein Haufen von becherförmigen Ocelli unter Benutzung der Chitincuticula als Linsen entstand. Die feste Chitinmasse machte eine Umwandlung der Becheraugen in Blasenaugen unmöglich. So blieb nur die Möglichkeit einer Vervollkommnung durch Verschmelzung der Punktaugen zu einem Komplexauge, das dann durch die Kristallkegel auf eine höhere Stufe gehoben wurde. Die aconen Augen der Thysanuren und Wanzen (vgl. S. 581) beweisen, daß diese Kegel ursprünglich fehlten, und dieser Zustand wird auch für die Stammformen der Krebse angenommen werden müssen. Solche acone Ommen erzeugen, wie die Punktaugen, durch die kleine Cornealinse umgekehrte Bilder, welche aber sehr lichtschwach und infolge der Starrheit des Chitins nicht akkommodationsfähig waren. Deshalb bedeuteten die Kristallkörper einen großen Fortschritt, denn sie machten das Auge unabhängig von der Entfernung des gesehenen Gegenstandes. Weitere Bemerkungen über die Phylogenie des Fazettenauges folgen bei Schilderung der Sehorgane der Insekten. Bezüglich der Leistungen des Fazettenauges der Insekten vgl. S. 579, und das Kapitel über das Farbensehen.

Die **Ontogenie der Fazettenaugen** der Crustaceen spielt sich beim Embryo und in der Bildungszone der wachsenden Augen ab, wobei eine mehrschichtige Scheibe von Hypodermiszellen entsteht, welche sich in radiäre Pfeiler sondert, aus denen die einzelnen Ommen hervorgehen. Unter ihr entwickelt sich das Augenganglion. Zwischen den Anlagen des Auges und des Ganglions entwickelt sich später eine Grenzmembran, die wahrscheinlich aus eingewanderten Mesodermzellen hervor-

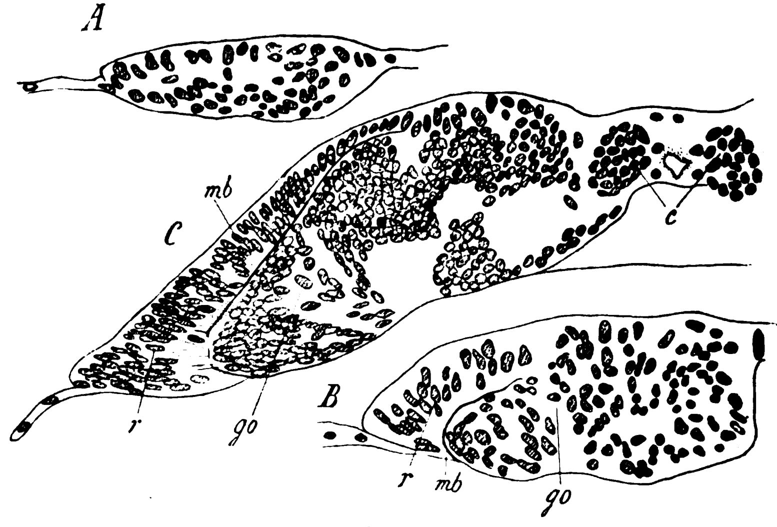


Fig. **503a.** Entwicklungsstadien des Fazettenauges von *Homarus americanus* auf Querschnitten, nach PARKER. **A** jüngstes Stadium der einheitlichen Hypodermisverdickung. **B** älteres Stadium, auf dem sich das Auge (*r*) und das Ganglion (*go*) durch Einschiebung einer Basalmembran (*mb*) gesondert haben. **C** noch älteres Stadium mit pfeilerartiger Anordnung der Ommen, *c* Gehirnanlagen.

geht (**503** *a*, *mb*). Zuerst aber sind beide Anlagen durch eine Linie gesondert, der keine Kerne anliegen und die daher eine Basalmembran der Hypodermis sein könnte. Medialwärts gehen beide Anlagen, Auge und Ganglion opticum, in diejenige des Gehirns über, so daß MOROFF das Ganglion als eine Ausstülpung des Gehirns auffaßt. In jedem Pfeiler bilden sich drei Schichten von Zellen für die Linse, den Kristallkörper und das Rhabdom. Ohne irgendwelche Einstülpungen differenziert sich also das Komplexauge aus der Hypodermis, und man kann annehmen, daß es auch phylogenetisch in dieser Weise entstanden ist.

Die ontogenetische Differenzierung schreitet bei *Palaemon* von innen nach außen vor. In jedem Pfeiler bildet sich zuerst in der proximalen Region Retinapigment, und zwar aus den zerbröckelnden untersten Kernen. Darauf verdichtet sich das zentrale Plasma jeder Pigmentsäule zu einem Rhabdom, welches anfangs längsstreifig ist und erst später geschichtet wird. Um das Rhabdom herum gliedert sich das bis dahin einheitliche Protoplasma in sieben Retinulazellen, was als Cänogenese zu beurteilen ist, denn das Rhabdom muß aus der Verschmelzung der Sehstäbchen jener Zellen phyletisch entstanden, also wie die Zellen ursprünglich mehrteilig gewesen sein. Ungefähr gleichzeitig mit der Differenzierung der Retinula scheiden die vordersten Zellen die Cornea ab. Der Kristallkörper tritt erst viel später am Ende der Larvenzeit auf, und zwar erscheint in jeder der vier Bildungszellen eine tropfenförmige Sekretmasse. Die Tropfen werden größer und verwachsen schließlich.

Bezüglich der **Phylogenie des Fazettenauges** der Krebse wird man sich hauptsächlich an die vergleichende Anatomie halten müssen, da über die Ontogenie kaum mehr bekannt ist, als soeben geschildert wurde. Es hat keine Vorläufer bei den Anneliden gehabt, sondern muß als eine Neubildung der Stammform der Arthropoden angesehen werden, was nicht ausschließt, daß einige derselben (Copepoden) es nie besessen haben, da sie bei ihrer Kleinheit und pelagischen Lebensweise mit dem Medianauge auskamen. Das Komplexauge unterscheidet sich in der Lage, im Bau, in der Innervierung und in dem späteren ontogenetischen Auftreten so sehr von dem Medianauge der Krebse, daß es nicht auf dieses zurückgeführt werden kann. Bei einigen Copepoden (*Labidocera, Miracia,* Corycäiden, s. S. 502) entwickelt sich dieses zu besonders hoher Stufe, wodurch eine oberflächliche Aehnlichkeit mit einem Omma hervorgerufen wird. Ebenso ist die Aehnlichkeit mit den Komplexaugen gewisser Röhrenwürmer (**407**) als Konvergenz zu beurteilen. Dagegen stimmt das Fazettenauge der Insekten so sehr mit ihm überein, daß es als eine homoiologe Bildung anzusehen ist. Man darf annehmen, daß es wie dieses aus der Verschmelzung von Punktaugen hervorgegangen ist (vgl. S. 573), denn bei primitiven Formen (*Artemia*, manchen Asseln, *Nebalia*) schließen die Ommen nicht eng aneinander, sondern sind durch interommäres Gewebe gesondert, und in der Ontogenie wird dieses Stadium durch die Pfeiler innerhalb der Epithelwucherung angedeutet (**503a**, C). Die Entstehung der Irispigmentzellen aus interommären Zellen spricht ebenfalls für diese Auffassung. Freilich haben sich im Gegensatz zu den Insekten bei keinem Krebs die Ocellen erhalten, vermutlich weil sie von vornherein dicht zusammenlagen und daher bei Größenzunahme verwachsen mußten. Die vier Augen jederseits bei *Ampelisca rubella* (**512**) brauchen nicht auf Zerfall eines Auges zu beruhen, sondern können

sich von vornherein gebildet haben. Die Zahl der Ocellen einer Seite ist zuerst gering gewesen, denn noch jetzt zeigen primitive Gruppen Arten mit wenigen Ommen: manche Asseln 4—20, *Apseudes* 8, Hinterauge von *Ampelisca spinipes* 25 (**511**), Cladoceren 11, *Limnetis* 50. Wie bei vielen multiplen Organen ist sie im Laufe der Phylogenie größer, manchmal sehr groß geworden, was ontogenetisch in der medianen Bildungszone zum Ausdruck kommt, die bei jeder Häutung neue Ommen hinzufügt. Die Bezeichnung „Knospungszone“ ist irreführend, denn sie entstehen nicht als Auswüchse an den alten, sondern es wiederholt sich der gleiche Vorgang. Wir brauchen die primitiven Ocellen nicht auf eine Einstülpung zurückzuführen, wie manche Forscher behaupten, denn die Ontogenie deutet nichts dergleichen an, und die Chitindecke macht sie fast unmöglich. Wir können annehmen, daß die Urphyllopoden noch sehr einfache Ocellen hatten, ähnlich den Anneliden, von denen jeder weiter nichts als ein Pigmentfleck von zugewandten Sehzellen (**529** a) war. Durch Delamination entstand daraus ein zweischichtiges Auge mit Cornea- und Retinazellen (**529** e), wie es uns auch als Urtyp des Arachnidenauges wieder begegnen wird. Mehrere Stäbchen vereinigten sich zu einem Rhabdom, und eine Anzahl solcher Ocellen schlossen sich eng zusammen. Auf einer höheren Stufe gliederten sich von den Corneagenzellen die Kristallkörperzellen ab. Die Bildung dieses lichtbrechenden Hilfsapparats ist kein vollkommenes Novum, denn in den Phaosomen mancher Würmer haben wir etwas Aehnliches. Es ist interessant, das die primitive *Limnadia* solche Binnenkörper auch in den Sehzellen besitzt. Die Zahl der Zellen eines Ommas scheint mit der Vervollkommung mehr und mehr fixiert zu werden. Als phyletische Ausgangsform kann bei Krebsen ein Omma angesehen werden mit einer nicht genau bestimmten Zahl von Corneagenzellen, 5 Kristallkörper- und 5 Sehzellen. Das Pigment befand sich nur in den letzteren, da das Irispigment ursprünglich fehlte. Auf einer höheren Stufe finden wir 2 Linsen-, 4 Kristallkörper-, 7 oder 8 Sehzellen und 2 Irispigmentzellen. Nur bei Schizopoden, Amphipoden und Isopoden tritt eine Reduktion der Kristallzellen auf 2 ein. Fraglich ist die Herkunft der Irispigmentzellen. Nach Parker soll eine der 5 Sehzellen nach vorn gewandert und sich geteilt haben; aus den 4 übrigen sollen durch Teilung 7 (+ eine rudimentäre) Sehzellen geworden sein. Ein solcher Funktionswechsel einer der Retinazellen ist nicht wahrscheinlich, zumal sie durch eine Nervenfaser mit dem Ganglion in Verbindung stand. Wie oben gezeigt wurde, ist es wahrscheinlicher, daß die Irispigmentzellen aus interommären Hypodermiszellen hervorgegangen sind.

III. Spezielle Angaben über das Komplexauge der Krebse.

Cladoceren. Das sehr große kugelige Auge erscheint bei schwächerer Vergrößerung als eine mediane braune oder schwarzviolette Pigmentmasse, aus der bei den meisten Arten (*Daphnia, Hyalodaphnia* u. a.) 22 stark lichtbrechende kugelige Kristallkörper weit herausragen. Bei Lynceiden ist diese Zahl häufig kleiner, bei Polyphemiden viel größer. Das Auge wird paarig angelegt aus dem Epithel des Kopfes, die beiden Anlagen verschmelzen aber sehr früh, wenn sie noch aus einer einfachen Zellschicht bestehen. Die Duplizität läßt sich später daran erkennen, daß die linke und die rechte Augenhälfte gleich ausgebildet sind und je 11 Kristallkörper und 3 quergestreifte Muskeln (**500**) auf-



weisen. Vor dem Auge entstehen zwei Ectodermfalten, welche miteinander verwachsen und eine geschlossene Augenkammer erzeugen. Von den drei so gebildeten Epithelschichten ist die äußerste (*H*) sehr deutlich und trägt eine glatte Chitinlage, die zweite (*H'*) ist sehr zart und tritt in **501** (*Bythotrephes*) erst an der Hinterfläche deutlich hervor; die dritte, welche der Cornea (*C*) entspricht, ist ebenfalls dünn und besitzt keine Linsen. Von den Kristallkegeln liegen bei *Daphnia* (**500**) jederseits 4 dorsal, 4 ventral und 3 in der Mitte. Das Auge wird von einer bindegewebigen Hülle umgeben, an die sich jederseits ein dorsaler Heber (Levator), ein ventraler Senker (Depressor) und ein mittlerer seitlicher Muskel ansetzen, die von einem Punkt der seitlichen Kopfwand entspringen und das Auge nach den verschiedensten Richtungen drehen können (**500**). 22 Nerven, also für jedes Omma einer, treten von hinten und unten aus einem zweiteiligen Ganglion opticum an das Auge heran, welches auch einen Nerv an die 3 Muskeln entsendet. Jedes Omma hat 2 Corneazellen, 5 Kristallkörper- und 5 Retinulazellen. Die Fünfteiligkeit des Kristallkegels spricht sich in 5 Längsfurchen aus.

Bei den räuberischen Polyphemiden wird das Auge enorm groß und füllt den vorderen kugelig vorgewölbten Körperabschnitt fast ganz aus. Bei *Bythotrephes* (**500**) erreicht es mehr als $^1/_5$, bei *Polyphemus* $^1/_4$, bei *Evadne* und *Podon* fast $^1/_3$ der Körperlänge. Die Umgestaltung des Auges der Daphniden hat sich in dieser Familie nach zwei Richtungen vollzogen: Daphniden→*Polyphemus*→*Podon*→*Evadne*.
↘*Leptodora*→*Bythotrephes*.
Bei *Polyphemus* ist die Spaltung in ein dorsales, nach oben sehendes Front- oder Stirnauge mit 57 Ommen und in ein nach unten und vorn gerichtetes Ventral- oder Seitenauge mit ca. 100 Ommen äußerlich kaum ausgeprägt, innerlich aber schon vollzogen. *Podon* besitzt ein riesig großes Frontauge mit 57 Ommen, während das Ventralauge auf die drei unteren Reihen von 24 Ommen beschränkt ist. Bei *Evadne* ist das Ventralauge fast ganz verschwunden. *Leptodora* (**259**) hat ein kugelrundes Auge, dessen ungefähr 300 Ommen nach allen Richtungen regelmäßig orientiert sind. Es ist also die Sonderung in zwei Augenportionen noch nicht eingetreten. *Bythotrephes longimanus* endlich zeigt das Auge auf seiner höchsten Stufe. Das Frontauge mit 57 Ommen bildet einen Kegel, dessen Spitze nahe am unteren Augenrande liegt, damit die Kristallkegel bei geringer Divergenz möglichst breit sind und möglichst viel Licht aufnehmen können (**501**). Das Ventralauge mit ca. 250 viel kleineren Ommen breitet sich davor aus. Bei allen Polyphemiden sind die Kristallkegel proximal zu einem Stiel verschmälert, der sich bis zum Rhabdom fortsetzt. Um den Stiel herum legen sich 2 Stütz- oder Irispigmentzellen (*st*), welche distal hell sind, proximal Pigment führen und die Retinulazellen von außen umgreifen.

Phyllopoden. Die Komplexaugen sind bei *Branchipus* und *Artemia* gestielt, bei den übrigen sitzend. Bei *Limnadia* und bei *Apus* (**483**) stehen sie nahe beieinander, berühren sich in der Mediane bei *Limnetis* und sind bei *Estheria* zu einem Auge verschmolzen. Aehnlich wie bei den Cladoceren liegen die Komplexaugen von *Limnadia, Limnetis* und *Apus* in einer von zwei Hautfalten gebildeten Augenkammer (**482**, **484**), welche aber nicht geschlossen ist, sondern sich durch einen Spalt nach außen öffnet. Der Zweck dieser Einrichtung ist wohl, die Cornea unabhängig von Häutungen und damit von Verletzungen zu machen. Bezüglich der Zahl der Ommen eines Auges

zeigen die Gattungen große Unterschiede: *Limnetis* 50, *Apus* 277, *Limnadia* 500—600, *Branchipus* ca. 1000. Die Cornea ist ohne Linsen (nur bei *Branchipus vernalis* sind sie vorhanden), der stark lichtbrechende Kristallkegel wird von 4 Zellen gebildet und ist daher vierteilig, nur

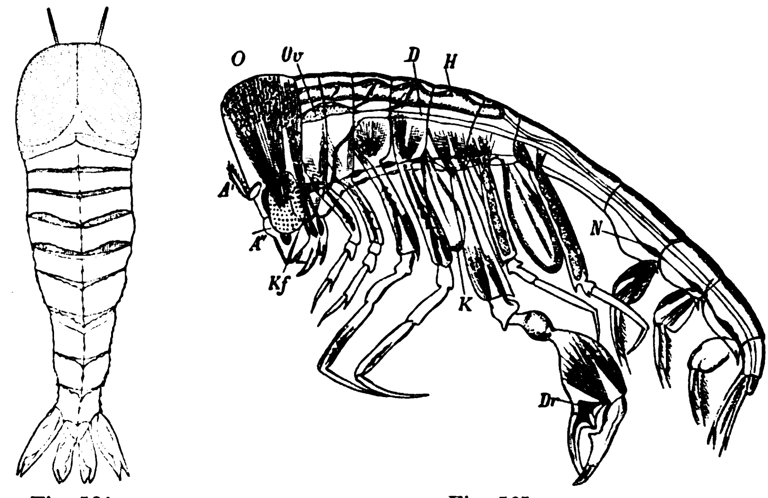


Fig. 504. Fig. 505.

Fig. 504. *Thaumatops magna* WOLT., eine Amphipode mit riesigen Komplexaugen, von oben gesehen, nach WOLTERECK. ½ nat. Gr.

Fig. 505. ♂ von *Phronima sedentaria* nach CHUN. *O* Scheitelauge, darunter das Wangenauge. *A'* erste, *A''* zweite Antenne, *H* Hoden, *G* Genitalöffnung.

bei *Limnadia* und *Estheria* von 5. Er ist bei *Branchipus* (**502**) klein, oval, nur einen Teil der Zellen ausfüllend; bei den übrigen groß, die Zellen fast ganz ausfüllend und bis zum Rhabdom verlängert. Es sind 5 pigmenthaltige Retinulazellen (bei *Apus* 7) vorhanden, welche bei *Limnadia* auch Binnenkörper enthalten. Bei *Apus* und *Limnadia* kommen dazu noch pigmenthaltige Stützzellen (Iris- oder Hauptpigmentzellen). Das Rhabdom ist bei *Branchipus* fast so lang wie die Sehzellen, bei *Limnadia* und *Apus* kürzer als diese.

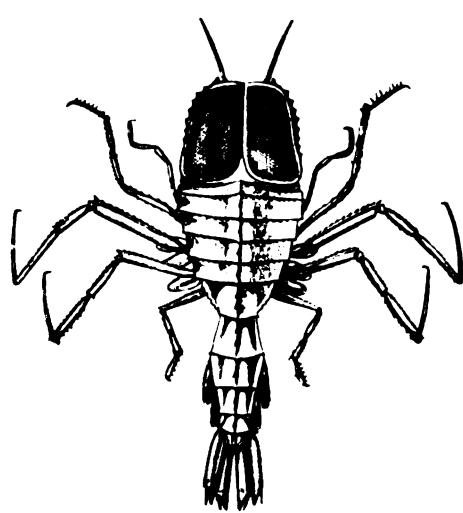


Fig. 506. *Cystisoma neptuni* SUHM, ein über 10 cm langer Tiefseeamphipod; aus CHALLENGER.

Ostracoden. Bei *Gigantocypris* sind die Seitenaugen auf 4 Bläschen, die unter einer konvexen Hautvorstülpung liegen, reduziert und entbehren des Pigments. Es erscheint mir fraglich, ob sie überhaupt als Reste der Komplexaugen anzusehen sind und zum Hell- und Dunkelsehen dienen. Die Cypridiniden haben in den Komplexaugen nur 4—50 Ommen mit zweiteiligen Kristallkegeln.

Die Komplexaugen der **Amphipoden** sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, so daß sie oft zur systematischen Unterscheidung nahe verwandter Arten herangezogen werden. Während das eine Extrem durch Formen dargestellt wird, deren Augen fast den ganzen Kopf einnehmen [*Trischizostoma*- und *Rhachotropis*-Arten unter den Gammarinen, *Thaumatops* (**504**), *Hyperia, Phronima* (**505**) unter den Hyperinen; bei dem größten Amphipoden, dem *Cystisoma neptuni* aus der Tiefsee, bedecken sie fast ein Drittel der Rückenfläche (**506**)], wird das andere von Arten mit stark rückgebildeten (**507**) oder fehlenden Seitenaugen gebildet. Als Ausgangsform kann ein ovaler Augenfleck mit ca. 100 Ommen gelten, wie er vielen Arten zukommt. Indem die Zahl der Einzelaugen sich vermehrt, nimmt das Auge eine band- oder

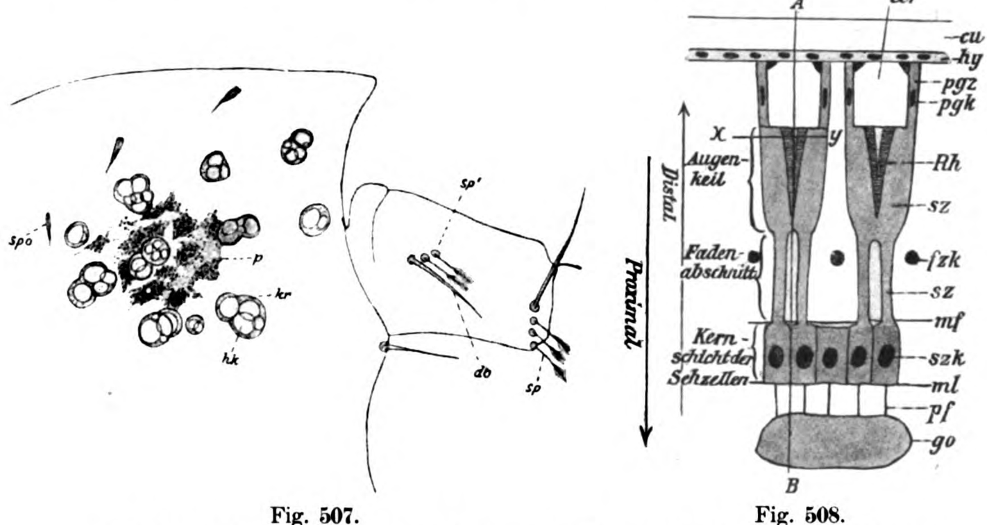


Fig. 507. Fig. 508.

Fig. 507. Rechtes rückgebildetes Auge von der Gammaride *Bathyonyx de Vismesi*, aus einem irischen See, nach VEJDOVSKY. Bei schwacher Vergrößerung von der Seite gesehen. *sp, sp', spo* Sinneshaare, *kr* Kristallkegel mit hyalinen Kugeln (*hk*) im Innern (Konservierung?), *p* Pigmentzellen. Die Kristallkegel liegen zerstreut und zum Teil entfernt von der zentralen Pigmentmasse.

Fig. 508. Schema von 2 Gammariden-Ommen im Längsschnitt nach STRAUSS. *AB* Längsachse, *XY* Querachse, *ccr* Kristallkegel, *cu* Cuticula, *fzk* Füllzellkern, *go* Ganglion opticum, *hy* Hypodermis, *mf* Membrana fenestrata, *ml* Basalmembran, *pgb* Pigmentzellkern, *pgz* Pigmentzelle, *Rh* Rhabdom, *sz* Sehzelle, *szk* Sehzellenkern.

nierenförmige Gestalt an. Bei den Oediceriden stoßen sie in der Mediane zusammen und verwachsen zu einem unpaaren Auge, das anscheinend durch Muskelfäden bewegt werden kann. Auch bei der pelagischen Gammaride *Synopia schéeleana* sind beide Augen zu einer großen dorsalen Masse vereinigt, von der sich jederseits 4 Ommen als Seitenaugen abgetrennt haben. Bei einigen Arten besteht das Auge aus mehreren von einander getrennten Bezirken (**509, 512**). Das Komplexauge der Amphipoden ist ein Appositionsauge (**498** A), da der Kristallkegel bis zum Rhabdom reicht und jedes Omma in ganzer Länge eine Pigmenthülle besitzt. Die Retina zerfällt in drei Abschnitte, da die Sehzellen sich in der Mitte verschmälern und daher aus einem proximalen Teil mit dem Kern, einem mittleren dünnen Teil und einem

distalen mit dem Rhabdom bestehen (**508**). Manchmal knickt sich an den peripheren Ommen der mittlere oder der distale Abschnitt nach außen um, so daß das Omma dann nicht gerade verläuft. Zwischen die Einzelaugen schieben sich die Füllzellen (*fzk*), die morphologisch als unveränderte Epidermiszellen anzusehen sind, und eine bindegewebige (?) Membrana fenestrata (*mf*) gliedert das ganze Auge in eine äußere und eine innere Zone. Die Chitincuticula bildet mit Ausnahme von *Talorchestia* und den Ampelisciden keine Linsen, und auch die darunter liegende Zellschicht unterscheidet sich nicht von der übrigen Haut. Man kann also nicht von einer bestimmten Zahl von Corneazellen sprechen. Der zweiteilige Kristallkegel wird von nur zwei Zellen ausgeschieden. Bei manchen Arten ist er kurz und endigt dann mit einer breiten Fläche oder stumpfen Spitze am Rhabdom (**508**), während er bei den besonders hoch entwickelten Scheitelaugen von *Hyperia* und *Phronima* in einen langen Stiel ausläuft (**505**) und über 4 mm lang

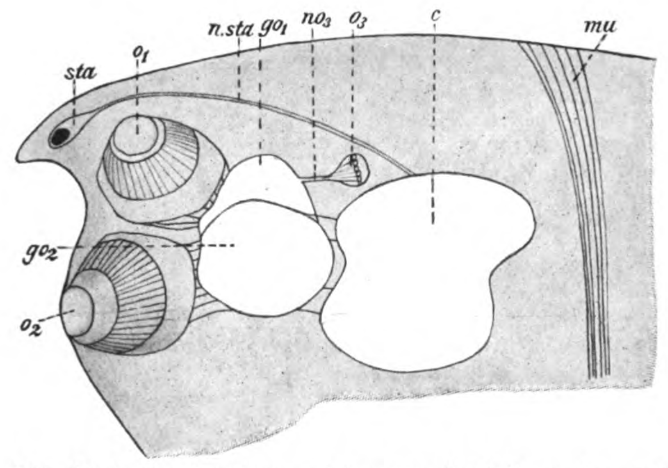


Fig. **509**. Kopf von *Ampelisca spinipes* von der Seite gesehen, nach STRAUSS. $^{25}/_1$. *c* Gehirn, go_1, go_2 Augenganglien, *mu* Kaumuskeln, o_1, o_2 Linsenaugen, o_3 linsenloses Auge, $n.o_3$ Nerv des letzteren. *sta* statisches Organ, *n.sta* Nerv desselben.

werden kann. Die Kristallkegel werden nach außen umgeben von 4 oder 5 Pigmentzellen, welche angeblich kontinuierlich (?) in die pigmentführenden Sehzellen übergehen. Von diesen sind 5 vorhanden, von denen eine zuweilen verkümmert. Daher erscheint das Rhabdom auf dem Querschnitt als 5- oder 4strahliger Stern, während auf dem Längsschnitt eine undeutliche Querstreifung auf eine Plättchenstruktur hinweist. Bei *Eusirus longipes* ist ein Rhabdomer viel niedriger als die übrigen 4, welche außerdem stark gewunden verlaufen.

Eine besondere Umbildung erfährt das Auge solcher pelagischer **Hyperinen**, welche überwiegend in dunklen oder schwach belichteten Regionen leben, indem sie sich in größeren Meerestiefen aufhalten oder nur nachts an die Oberfläche steigen. Es verlängern sich dann die dorsalen Ommen beträchtlich. Bei vielen Platysceliden und Hyperiden gehen sie ganz allmählich in die kürzeren ventralen über. Bei *Hyperia*, *Phronima* und Verwandten sind beide Abschnitte (Front- oder Scheitelauge und Seiten- oder Ventralauge) scharf voneinander gesondert (**505**).

Sehr eigenartige Verhältnisse, nämlich eine Kombination von Linsen- und Fazettenauge, finden sich bei den **Ampelisciden**, da hier eine große geschichtete, aus der inneren Lage der Cuticula hervorgehende Linse zahlreichen Ommen vorgelagert ist (**510**), was als eine Anpassung an das Leben auf Sand und Schlamm anzusehen ist, da sie möglichst viel Licht sammelt. Von solchen Augen sitzen jederseits 2 vorn im Kopf, während ein drittes viel kleineres weiter nach hinten liegt und der Linse entbehrt (**509**). Auf die Linse folgt die Schicht der corneagenen Zellen, dann ein Blutsinus und darauf eine zweite Lage Zellen (*cv*), die sog. Glaskörperschicht, die mit der Hypodermis stellenweise noch im Zusammenhang steht und daher aus dieser hervorgegangen sein wird. Diese Schicht und der Sinus haben wohl nur den Zweck, die Sehzellen weiter nach hinten zu schieben und das Auge dadurch nahsichtig zu machen. Die darauf folgenden stäbchenartigen Gebilde (*ns*) scheinen die zu den zwei Kristallkegelzellen jedes Ommas gehörigen Kerne zu sein, die hier angeblich als dioptrischer Apparat wirken, indem sie Licht den Kegeln zuführen, welche nur von geringer Größe sind. Das fünfkantige Rhabdom zeigt bei *Ampelisca spinipes* einen Saum stark lichtbrechender Körnchen. Zu den 2 Linsenaugen einer Seite gehören 2 Ganglia optica (**509**), welche beide von den Nervenfasern des oberen Auges durchsetzt werden, ehe sie ins Gehirn übertreten. Das dritte Auge (**511**) schmiegt sich mit seiner Längsachse dicht an die Hypodermis an, von der sich einige Zellen kappenartig vor die Kristallkegel (*ccr*) legen. Es weist keine Linse auf, ist aber im übrigen ein echtes Komplexauge mit 20—25 Einzelaugen. Für die Deutung aller dieser Verhältnisse ist es wichtig, daß bei *Amp. rubella* (**512**) das zusammengesetzte Auge 3 Augen bildet, deren feinerer Bau noch nicht bekannt ist. Man wird annehmen dürfen, daß sich über jedem der beiden vorderen eine Cornealinse bildete, da ja diese ursprünglich bei den Amphipoden fehlt, während das hintere Auge auf dem linsenlosen Stadium stehen blieb. Die

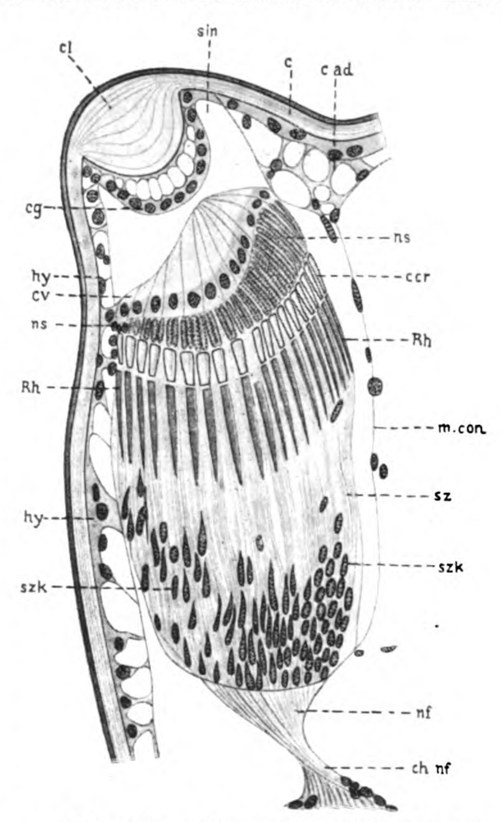


Fig. 510. Längsschnitt durch das ventrale Linsenauge von *Ampelisca brevicornis* nach STRAUSS. $^{200}/_{1}$. *cad* Fettkörper, *ccr* Kristallkegel, *cg* corneagene Zellen, *cl* Cornealinse, *c* Cuticula, *cv* Glaskörper, *hy* Hypodermis, *m.con* bindegewebige Membran, *ns* SEMPERsche Kerne der Kristallkegel, *nf* Nervenfaser, *Rh* Rhabdom, *sin* Blutsinus, *sz* Sehzelle, *szk* deren Kern.

3 Augen der Ampelisciden sind also zusammen einem typischen Komplexauge homolog.

Rückbildungen des Auges bis zu völliger Erblindung sind häufig bei Amphipoden (Mimonectiden). Sie sind namentlich durch Strauss für eine Anzahl Gammariden festgestellt worden. Sie scheinen bei den Süßwasserformen meist nicht so tief greifend zu verlaufen als bei den Meeresbewohnern, vermutlich weil die Dunkelperiode jüngeren Datums ist. Die ersteren (Gammariden aus Bergwerken, tiefen Brunnen und Höhlen) zeigen das Pigment stark reduziert oder fehlend und die Ommen in zerstreuter Stellung und von sehr variabler Größe (**507**), aber Kristallkegel und Sehzellen zeigen geringe Veränderungen. Es ist also nur

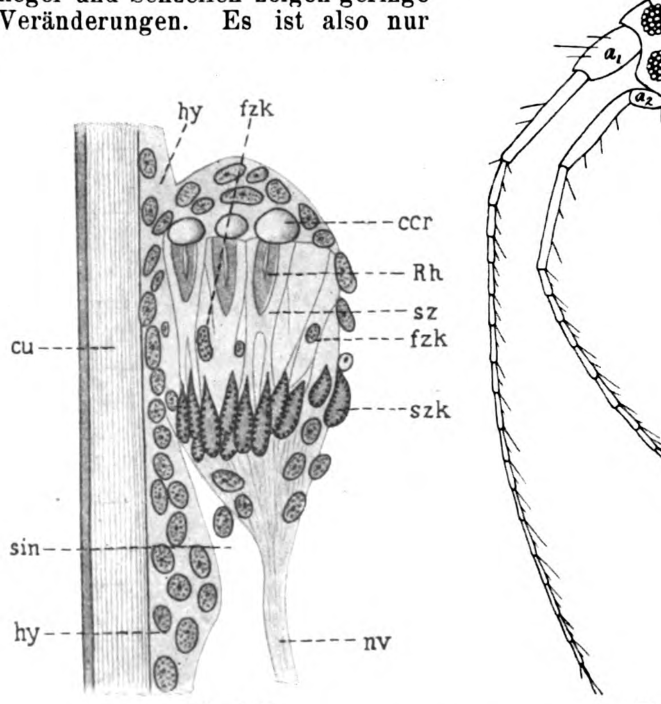


Fig. 511. Fig. 512.

Fig. 511. Horizontalschnitt durch das dritte Auge von *Ampelisca spinipes* nach Strauss. $^{200}/_{1}$. *fzk* Korn der Füllzelle, *nv* Nerv. Sonst wie **510**.

Fig. 512. Kopf von *Ampelisca rubella*, von der Seite gesehen, nach Della Valle. *a* Antenne, *o* Auge.

eine Pigmentreduktion und eine Auflockerung eingetreten. Bei den marinen Arten schreitet die Rückbildung schrittweise von außen nach innen vor, so daß man verschiedene Stadien unterscheiden kann. Zuerst (*Liljeborgia*-Arten aus 500 m Tiefe) verschwinden das Pigment und die Kegelzellen nebst den Kristallkegeln, während die Sehzellen, das Rhabdom und die Nerven unverändert sind. Das Rhabdom kann sogar durch dichotome Gabelung der Rhabdomeren sehr kompliziert sein. Solche Augen können sicherlich noch Bewegungen wahrnehmen. Einen Uebergang zu diesem Stadium findet man bei *Rhachotropis diplops* aus 200 m Tiefe, dessen sehr großes Auge fast den ganzen Kopf bedeckt

und in ein kleines gelbliches Vorderauge und ein größeres braunes Seitenauge zerfällt. In dem Vorderauge besitzt eine innere Gruppe von Ommen noch die Kristallkegel, während alle äußeren und diejenigen des Seitenauges sie verloren haben. Das zweite Stadium der Rückbildung wird durch *Tryphosa kergueleni* (aus 385 m) repräsentiert. Das

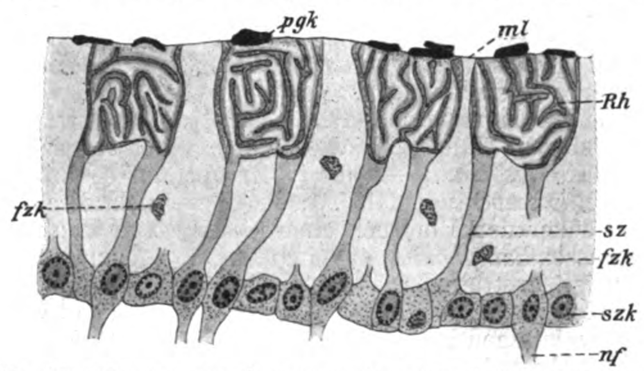


Fig. 513. Vier Ommen aus dem Auge eines erwachsenen Weibchens von *Tryphosa kergueleni*, nach STRAUSS. $^{300}/_{1}$. *pgk* Kern der Pigmentzelle, *fzk* Kern der Füllzelle, *ml* Grenzmembran. Sonstige Bezeichnungen wie in **510**.

Auge ist sehr vergrößert, so daß es die ganze Seitenwand des Kopfes bedeckt, aber Pigment und Kristallkegel fehlen, und die bei rückgebildeten Organen so häufige Disharmonie der Teile äußert sich darin, daß die Kaumuskulatur einen Teil des Auges überlagert (**515**).

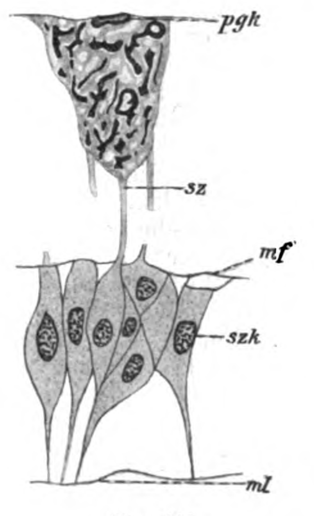


Fig. 514.

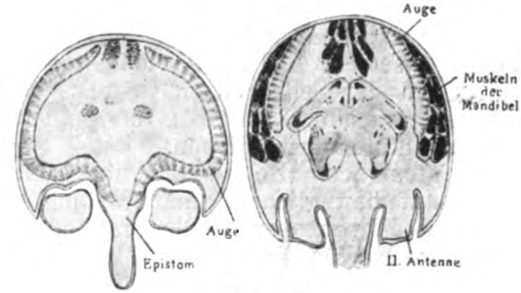


Fig. 515.

Fig. 514. Einzelauge eines erwachsenen Männchens von *Tryphosa kergueleni* nach STRAUSS. $^{300}/_{1}$. *mf* Membrana fenestrata. Sonst wie **510**, **513**

Fig. 515. Querschnitt durch den Kopf und das rückgebildete, aber sehr große Komplexauge von *Tryphosa kergueleni* nach STRAUSS-WOLTERECK. Der rechte Schnitt zeigt, daß sich die Kaumuskulatur über das Auge hinüberschiebt.

Die Rhabdome, welche in der Jugend durch die komplizierten Rhabdomere (**513**) auffallen, zerbröckeln später und verwandeln sich in eine homogene Masse mit Fettropfen (**514**). Diese Degeneration ist bei den ♂ ausgesprochener als bei den ♀. Der Fadenabschnitt und die Kernschicht der Sehzellen und das Ganglion sind unverändert. Die Füllzellen wuchern

enorm und bilden eine fadige Grundsubstanz mit degenerierten Kernen. Dieses Stadium ohne die Füllmasse ist auch bei andern Arten beobachtet worden. Auf dem dritten Stadium (*Harpinia plumosa*) sind auch die Retinulae bis auf einen Rest der Kernschicht rückgebildet, so daß das Auge als eine Verdickung der Hypodermis, welche von einem Nerven versorgt wird, erscheint. Dieses Stadium dürfte, wie die übrigen, als eine Embryonalhemmung aufzufassen sein. Endlich kann bei gewissen *Niphargus*-Arten sogar diese Verdickung mitsamt dem Nerven verschwinden.

Isopoda. Die Komplexaugen sind sessil und meist am Seitenrand des Kopfes gelegen. Die Zahl der Ommen eines Auges variiert von Art zu Art. *Asellus aquaticus* hat in Europa nur 4, in Nordamerika meist 8; *Porcellio scaber* ungefähr 20; sie stoßen nicht direkt aneinander und machen daher den Eindruck einer Gruppe von Punktaugen. Die große Tiefseeassel *Bathynomus* hat ungefähr 3000 Ommen. Die Cornea der Isopoden ist fazettiert. Die Linsen sind meist bikonvex, bei *Serolis* und *Idotea* außen plan, innen konvex. Sie werden erzeugt von 2 Corneazellen. Die zweiteiligen Kristallkegel sind kugelig (*Oniscus*) oder kurzkegelförmig; 2 Kristallkegelzellen. 7 pigmentierte Sehzellen umgreifen den Kristallkegel. Das Rhabdom ist entweder siebenteilig oder die Rhabdomere verschmelzen zu einem anscheinend einheitlichen vierkantigen Stab. Indem jedes Rhabdomer sich in seine Sehzelle einstülpt (*Oniscus*) und bei *Aega* sogar verästelt, können sehr komplizierte Rhabdome entstehen. Zwischen die Ommen schieben sich viele kleine Zellen ein, welche mit oder ohne Pigment versehen sein können. Bei *Idotea*-Arten ist von den 7 Sehzellen eine rudimentär geworden oder fehlt ganz. *Serolis* besitzt 4 Sehzellen und 2 Zellen vor ihnen, aus denen Pigmentzellen werden, welche den Kristallkegel umgreifen. Die Kegelzellen sollen sich in den von vier Rhabdomeren umschlossenen Kanal fortsetzen. Bei *Serolis* und *Aega* schiebt sich zwischen den proximalen Teil der Sehzellen eine oder 2 große „hyaline Zellen“ ein, die sich wahrscheinlich von den interommären Zellen ableiten und daher wohl als Füllmaterial dienen.

Leptostraca. Bei *Nebalia* und *Paranebalia* sitzen die Komplexaugen auf beweglichen und proximal verjüngten Stielen. Sie sind fazettiert, da von oben gesehen runde, von der Seite gesehen bikonvexe Linsen vorhanden sind. Die Fazetten berühren sich nicht gegenseitig und fehlen auf der ganzen Ventralseite des Auges. 2 Corneagenzellen. Der eiförmige, in einen kurzen Stiel auslaufende Kristallkegel ist vierteilig, da er von 4 Zellen ausgeschieden wird. Der Stiel wird umgriffen von 7 Pigmentzellen, an welche sich 7 ebenfalls pigmentierte Sehzellen anschließen. Vielleicht sind nur 7 Zellen vorhanden, indem die sog. Pigmentzellen die distalen Enden der Sehzellen sind. Rhabdom dick, vierkantig, geschichtet, proximalwärts verjüngt. Zwischen je zwei Ommen verläuft eine Fadenzelle, welche als eine indifferente Hypodermiszelle anzusehen ist. Das Ganglion opticum im Stiel ist dreiteilig. Das Auge vergrößert sich durch eine periphere Bildungszone.

Schizopoda. Die Augen sitzen auf beweglichen Stielen und erinnern sehr an diejenigen der Decapoden. Bei schwebenden Tiefseeformen (*Brutomysis*, *Nematoscelis*, *Stylocheiron*) tritt eine Spaltung in zwei völlig getrennte Augenabschnitte ein, in ein dorsales Scheitelauge mit sehr langen breiten, wenig divergierenden Ommen und in ein ventrales Seitenauge mit kleineren und mehr divergierenden Ommen

(**516**). Bei *Caesaromysis* ist das Seitenauge verkümmert und bei *Arachnomysis* (**518**) ganz verloren gegangen. Die Augen dieser Tiefseebewohner sind zum Teil außerordentlich groß (*Nematoscelis mantis,* Länge des Körpers 13 mm, des Auges 0,9; *Stylocheiron mastigophorum,* des Körpers 6—8 mm, des Auges 0,9 mm). Cornea fazettiert. Die Linsen von oben gesehen rund, bei gegenseitiger Berührung sechsseitig, flach gewölbt, bei Tiefseeformen stark gewölbt und aus zwei oder mehr Schichten bestehend. 2 Corneagenzellen mit sichelförmigen Kernen (*n.h*). Vier Kegelzellen, von denen nur die zwei tiefer gelegenen den zweiteiligen Kristallkegel erzeugen, während die höheren als Füllzellen dienen. Kristallkegel spitzkegelförmig, nicht sehr lang, ganz in den zugehörigen Zellen liegend. Jeder Kegel wird umgeben von 6 Irispigmentzellen (*pg.ir*),

Fig. 516.

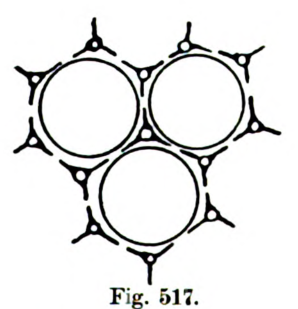


Fig. 517.

Fig. 516. Horizontalschnitt durch das Auge von *Stylocheiron mastigophorum* Chun, einem Tiefseeschizopoden. *ax* Achsenfaden, *l* Lamellen des Leuchtorgans, *mu* Augenmuskeln, *n.v* Kern der Irispigmentzellen, *ph* Leuchtorgan, *refl* Reflektor des Leuchtorgans, *str* Streifenkörper desselben. Sonst wie 518.

Fig. 517. Schema der Verteilung der Irispigmentzellen bei Schizopoden nach Chun.

von denen aber jede zu 3 Ommen gehört (**517**). *Stylocheiron* und *Arachnomysis* (**516, 518**) sind ausschließlich iridopigmentär, während bei den übrigen Arten Pigment außerdem in den Sehzellen vorkommt und zuweilen auch noch in mesodermalen Tapetumzellen, welche sich unterhalb der Rhabdome und zwischen den Nervenfasern finden. 7 Seh-

zellen, deren Kerne (*n.r*) bei den Frontaugen am distalen Ende, bei den Seitenaugen in sehr verschiedener Höhe liegen. Eine achte rudimentäre wird von PARKER behauptet. Diese Zellen sind pigmenthaltig, nur bei einigen Tiefseeformen (**516**, **518**) ganz ungefärbt. Rhabdome (*rh*) kurz, proximal gelegen, vierteilig, aus Plättchen gebildet, die durch etwas Zwischensubstanz getrennt sind. Die Zwischensubstanz besteht wohl aus einer Reihe von Plättchen, die wie bei Decapoden sich mit jener rechtwinklig kreuzen. Die Plättchen erscheinen zuweilen quergestrichelt und sind bei *Mysis* im Leben rotgefärbt, vermutlich durch Sehpurpur. Die Rhabdome laufen proximal in einen Faden aus oder verjüngen sich stark. Distal setzen sie sich fort in einen langen lichtbrechenden „Achsenfaden“ (*ax*), welcher an seinem äußeren Ende mit trichterförmiger Verbreiterung die Spitze des Kristallkegels umfaßt und daher eine von diesen verschiedene Bildung ist. Bei *Arachnomysis* fehlen die Achsenfäden und statt ihrer breitet sich ein mit klarer Flüssigkeit gefüllter Spaltraum (*c.v*) zwischen den Kristallkegeln und den Sehzellen aus. Durch die Achsenfäden bzw.

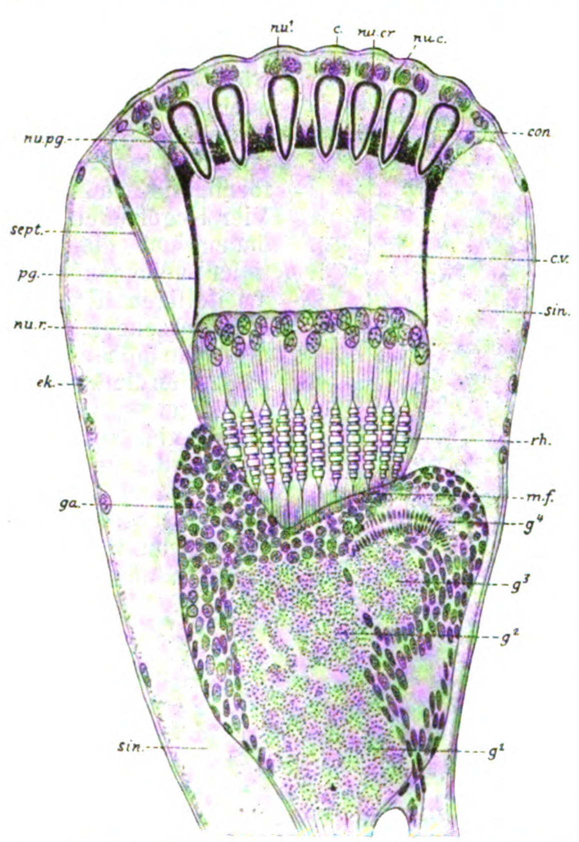
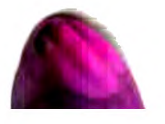


Fig. 518. Längsschnitt durch das Auge eines jüngeren Männchens von *Arachnomysis Leuckartii* nach CHUN. $^{220}/_1$. *c* Cornea, *c.v* Glaskörperflüssigkeit, *con* Kristallkegel, *co* Kristallkegelzellen, *ek* ektodermale Chitinmatrix, *F* Frontauge, *f.rud* rudimentäre Fazetten, *ga* Ganglienzellen, ga^1-ga^4 Ganglien, *hyp* Hypodermis = Corneagenzellen, *m.f* Membrana fenestrata, *n.opt* Sehnerv, *nu.c* (in **516** *n.c*) Kern der Corneagenzellen, *nu.pg* Kern der Irispigmentzellen, *nu.r* Kern der Retinazellen, *nu'* Kern der Füllzellen, *opt* Opticusfasern, *pg* Pigment, *rh* Rhabdom, *S* Seitenauge, *sept* Septum im Blutsinus *sin*, *v* Blutgefäß, *x* Knospungszone.

den Sinus werden die Rhabdome weit nach hinten verlagert, wie bei allen Superpositionsaugen. Im Augenstiele liegen vier Ganglien, welche bei *Mysis* deutlich voneinander getrennt, bei anderen Arten (**518**) stark zusammengedrängt sind.

Decapoda und Stomatopoda. Die Komplexaugen bilden meist die halbkugelige Kuppe der kurzen beweglichen Augenstiele. Bei einigen Krabben wird der Stiel auffallend lang, so bei *Gelasimus vocans*,



bei *Gonoplax angulata,* bei *Ocypoda*, wo er sich über das Auge hinaus verlängert und Drüsen enthält, bei *Macrophthalmus transversus,* wo das Auge fast den Seitenrand des Körpers erreicht; bei *Podophthalmus vigil* Lam. (**519**), *Homola spinifrons* und einigen Tiefseekrabben (*Homolochunia valdiviae*) ist der Endkopf mit dem Auge von dem langen dünnen Augenstiel gelenkig abgesetzt. Die *Phyllosoma*-Larven von *Palinurus* besitzen ebenfalls sehr lange Augenstiele.

Bei *Squilla mantis* hat jedes Auge die Gestalt einer in der Mitte leicht eingeschnürten Walze, die senkrecht getragen wird. Die Einschnürung bewirkt ein Konvergieren der Kristallkegel nach außen, woraus Exner schließt, daß jedes Einzelauge wie ein Doppelauge zum binokularen Sehen befähigt ist, wenigstens bei horizontalen Gegenständen. Durch die Bewegung der Augenstiele werden beide Augen auf denselben Gegenstand noch in 80 cm Abstand so gerichtet, daß die Strahlen auf die Ommen der Längsseite des Augenzylinders fallen, wodurch ein stereoskopisches Sehen und damit ein Entfernungsschätzen ermöglicht wird. Der feinere Bau der Ommen der Decapoden ist sehr ähnlich



Fig. **519.** *Podophthalmus vigil* Lam. mit sehr langen Augenstielen. Aus Cuvier, Règne animal.

dem der Schizopoden. Die Fazetten sind viereckig bei Macruren, sechseckig bei Brachy- und Anomuren. In der Ansicht von oben werden sie von einer hellen Linie durchzogen, welche der Trennungslinie der beiden Corneagenzellen entspricht. Eine Erweiterung in der Mitte dieser Linie wird bei manchen Arten durch die Anheftung der Kristallkegelzellen an der Innenfläche der Cornea hervorgerufen. Die geschichteten Linsen sind meist außen plan, innen konvex; bei *Palaemon squilla* konvexkonvax, bei *Palaemonetes* flach bikonvex. Die 4 Kristallkörperzellen bilden eine Kuppe (*kr.ku* **520**) über und einen langen spitzkegelförmigen Stiel (*kr.St*) unter dem kurzen vierteiligen Kristallkörper. Der Stiel reicht bis zum Rhabdom, und die Kristallkörperzellen lassen sich dann weiter als dünne Fäden bis zur Basalmembran verfolgen, wobei sie nach außen von den 7 Sehzellen (**522**) verlaufen. Zu diesen kommt noch eine achte, etwas außerhalb liegende rudimentäre Sehzelle, welche proximad von den Kernen der übrigen gelegen ist und sich nicht an der Bildung des Rhabdoms beteiligt. Dieses ist spindelförmig und läuft bei vielen Arten oben und unten dünn aus. Der Querschnitt

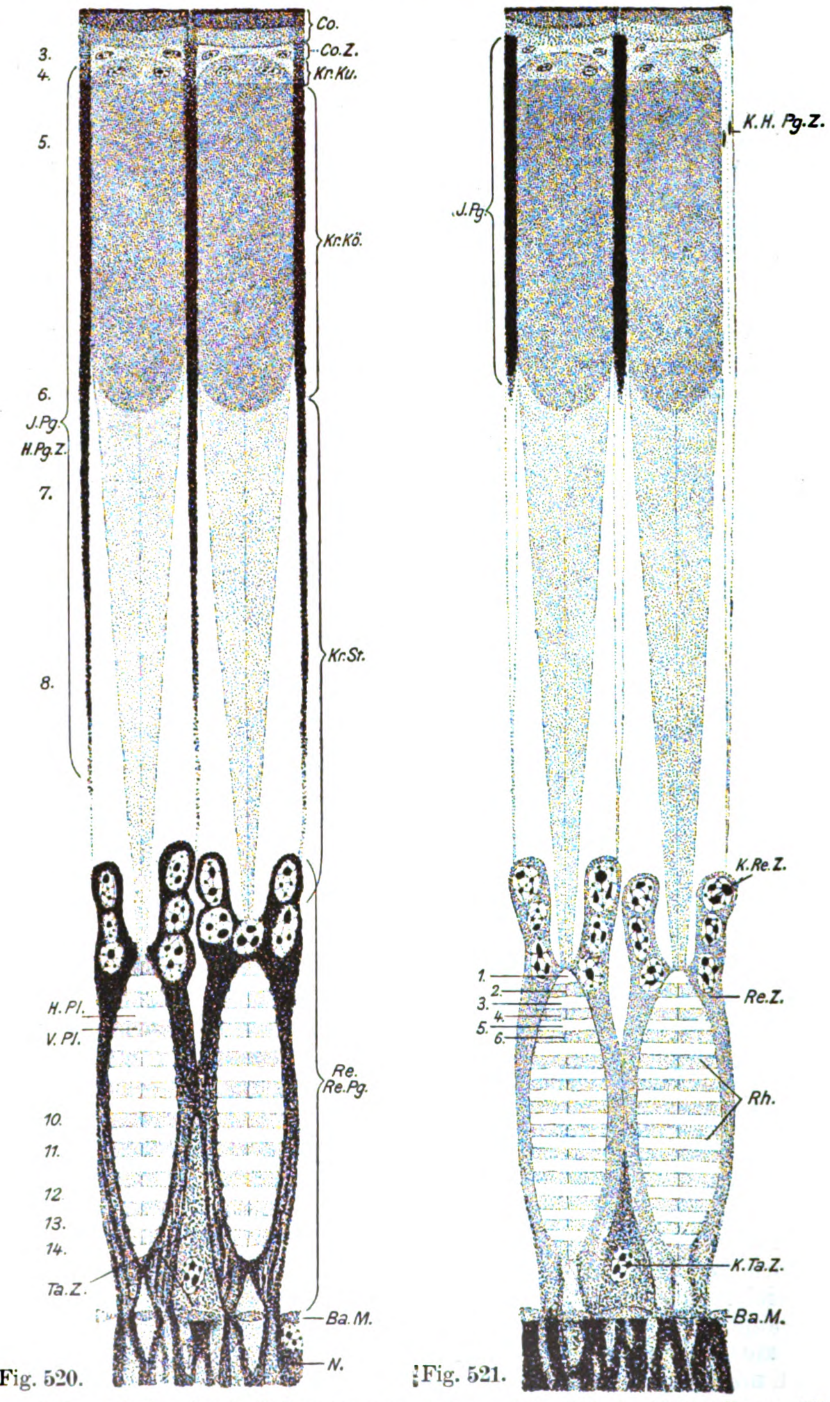


Fig. 520. Fig. 521.

Längsschnitt durch 2 Ommen von *Astacus*, Fig. 520 in Lichtstellung, 521 in Dunkelstellung, nach BERNHARDS. *Co* Cornea, *CoZ* Corneazelle, *Kr.ku* Kuppe der Kristallkörperzelle, *Kr.kö* Kristallkörper, *Kr.St* Stiel der Kristallkörperzelle, *Re* Retina, *Re.Pg* Retinapigment, *H.Pg.Z* Hauptpigmentzelle, *J.Pg* Irispigment, *Ba.M* Basalmembran, *N* Nervenfaser, *Ta.Z* Tapetumzelle, *H.Pl* Halbplatte, *V.Pl* Viertelplatte, *K* Kern, Re.*Z* Retinazelle, *Rh* Rhabdom.

ist vierseitig, und zwar liegt die eine Seite einer besonders großen Sehzelle an, während an die andere je 2 Zellen angrenzen (522). Das Rhabdom wird von fibrillären Plättchen aufgebaut, welche aus zwei Halbplatten bestehen, die wie zwei zusammengelegte Bürsten ineinander greifen. Die große Sehzelle erzeugt eine Halbplatte, während die zwei gegenüberliegenden kleinen Sehzellen zwei miteinander verschmelzende

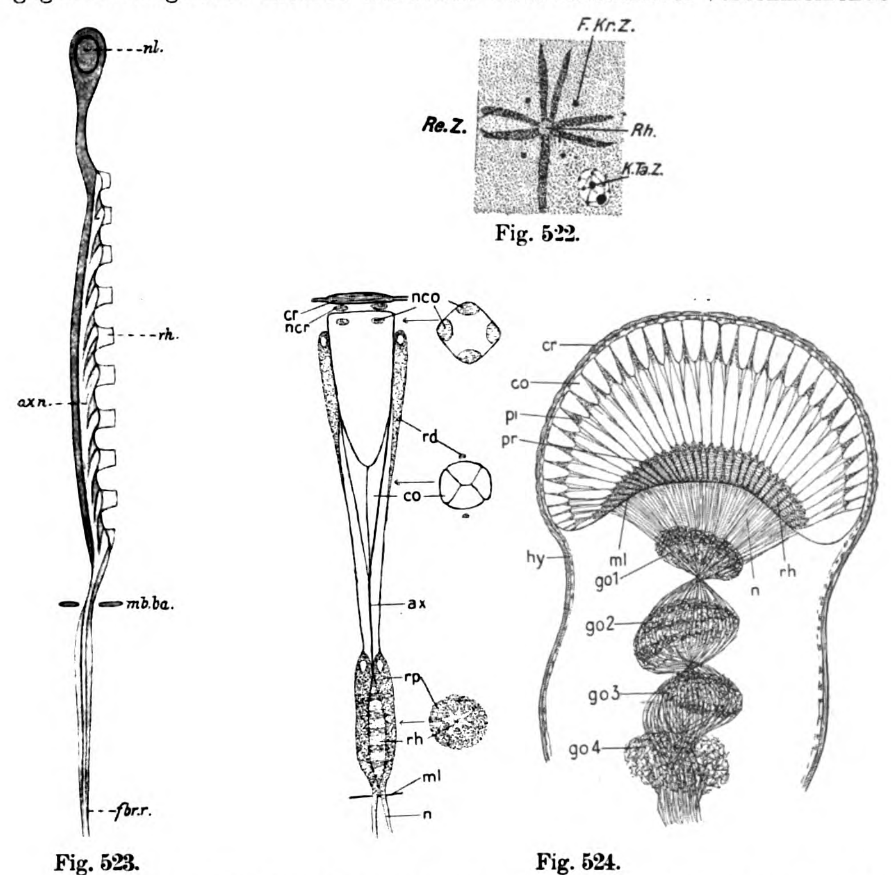


Fig. 522.

Fig. 523. Fig. 524.

Fig. 522. Querschnitt durch die Retinula von *Astacus* etwas über der Basalmembran, nach BERNHARDS. *F.Kr.Z* fadenförmige Ausläufer der Kristallkörperzellen. Sonst wie 520.

Fig. 523. Schema einer Sehzelle von *Astacus* nach PARKER. *nl* Kern der Sehzelle, *rh* Rhabdomplatte, *mb.ba* Basalmembran, *fbr.r* Nervenfaser der Sehzelle.

Fig. 524. Längsschnitte rechts durch das Stielauge eines Decapoden, links durch ein Omma desselben, nach GIESBRECHT. *ax* Achsenfaden = Spitze des Rhabdoms, *co* Kristallkegel, *cr* Cornea, *go 1—4* Ganglion, *hy* Hypodermis, *ml* Membrana limitans, *n* Nervenfasern, *nco*, *ncr* Kerne der Kristallkegel- und der Corneazellen, *pi* Irispigment, *rp* Retinapigment, *rh* Rhabdom.

Viertelplatten bilden. Da an günstigen Objekten sich die Neurofibrillen der Sehzelle bis zu ihnen verfolgen lassen, werden sie als verklebte Stiftchensäume (HESSE), von andern Forschern auch wohl als cuticulare Bildung aufgefaßt. Zu jeder Sehzelle gehören zehn oder noch mehr Halbplatten, welche wie die Zähne einer Zahnstange übereinander sitzen (523). Daß die Platten eines Rhabdoms auf Längsschnitten (520,

521) abwechselnd hell und dunkel erscheinen, erklärt sich so, daß in den dunklen die Fibrillen der Länge nach getroffen sind, während sie in den hellen quer getroffen und weniger sichtbar sind. Es kreuzen sich mit andern Worten die Fibrillen in den aufeinanderfolgenden Plättchen. Die Kerne der pigmentierten Sehzellen liegen in verschiedener Höhe am distalen Ende, während die proximalen Enden der Zellen die bindegewebige Basalmembran (*mb.ba* **523**) durchsetzen und in eine Nervenfaser (*fbr.r*) übergehen, welche sich bis zum ersten der vier Stielganglien, dem sog. Retinalganglion, verfolgen läßt (**524**). Jedes Omma wird scheidenförmig umhüllt von 2 Iris- oder Hauptpigmentzellen, welche von der Cornea bis zum distalen Rhabdomende, vielleicht bei manchen Arten sogar noch weiter bis zur Basalmembran reichen. Die Lage ihrer Kerne ist aus **521** ersichtlich. Sie führen ebenso wie die Sehzellen feinkörniges schwarzes oder dunkelbraunes Pigment, welches auch die Nervenfasern begleitet und einhüllt. Während dieses Pigment zur Absorption seitlicher Lichtstrahlen dient, führen die sog. Tapetumzellen (*Ta.Z*) gelbliches Pigment in gröberen Körnern, welches bei auffallendem Licht weiß erscheint, da es die Strahlen reflektiert. Diese Zellen sind in der Gestalt sehr veränderlich und liegen hauptsächlich zwischen den basalen Enden der Sehzellen, bei *Palaemon squilla* und anderen Arten auch teilweise unter der Basalmembran. Bei *Astacus* gehört zu jedem Omma eine Tapetumzelle, bei anderen Arten können sie zahlreicher vorhanden sein. Die Bildung neuer Ommen während des Wachstums erfolgt von einer Zone indifferenter Zellen am medialen Seitenrande, und zwar entsteht zuerst die Retinula mit dem Rhabdom. Später werden die vier Stücke des Kristallkegels getrennt angelegt, die aber bald miteinander verschmelzen.

Pigmentwanderung. An den Augen der Decapoden läßt sich, wie bei Tintenfischen und Insekten, eine interessante Pigmentwanderung unter dem Einfluß des Lichts feststellen, welche freilich manche individuellen Schwankungen zeigt und auch bei verschiedenen Arten differiert. Sie läßt sich nur bei lebenskräftigen Flußkrebsen beobachten, und die Tiere müssen 15 Stunden in der Dunkelkammer bleiben, um die Dunkelstellung (**521**) deutlich zu zeigen. Viel leichter vollzieht sich die Verschiebung bei *Palaemon squilla*, denn die extreme Dunkelstellung tritt hier schon nach 60—70 Minuten ein, während die Rückkehr zur normalen Stellung in diffusem Licht 30 Minuten und der Uebergang zur extremen Sonnenstellung 2—3 Stunden beansprucht. Im Lichtauge des Flußkrebses (**520**) erstreckt sich das Irispigment fast bis an die Retinula. Der Kristallkörper wird dabei gleichmäßig von schwarzem Pigment umhüllt, so daß alle aus ihm austretenden Lichtstrahlen resorbiert werden. Da die Irispigmentzellen proximad dünn auslaufen, begleitet das Pigment die Stiele der Kristallkörperzellen (*kr.St*) nur als schmale Streifen. In den Retinazellen sammelt sich das Pigment hauptsächlich am distalen Ende, umhüllt aber in dünner Schicht das ganze Rhabdom und die Nervenfasern. In das Rhabdom des Lichtauges gelangen also nur solche Strahlen, welche parallel oder fast parallel der optischen Achse verlaufen; alle Seitenstrahlen werden abgeblendet, und das Rhabdom wird vor zu starker Belichtung geschützt wie in einem Appositionsauge. In dem Dunkelauge wandert das Pigment in den Irispigmentzellen und in den Sehzellen zentrifugal, so daß es sich um den Kristallkörper des Flußkrebses und unter der Basalmembran (**521**) ansammelt. Wie beim Superpositionsauge der Insekten (**580, 597, 600**)

können seitliche Strahlen aus den Nachbarommen zum Rhabdom gelangen und den Lichtreiz verstärken. Das Tapetumpigment verschiebt sich beim Flußkrebs nicht. Beide Augen sind voneinander unabhängig. Wird das eine verdeckt, so nimmt es die Dunkelstellung an, während das andere die Lichtstellung zeigen kann. In der Dämmerung tritt eine Mittelstellung ein. Bei *Palaemon squilla* beteiligen sich auch die Tapetumzellen mit ihren auffallend großen Kernen lebhaft an der Pigmentverschiebung. Sie ziehen sich in der Dunkelstellung auf die Umgebung des Rhabdoms und die Nervenfasern zurück, während sie in der Lichtstellung sich als dünne Stränge, welche gitterartig miteinander verschmelzen, fast bis zum Kristallkegel nach vorn ausdehnen. Das schwarze Pigment soll nach TROJAN nur den Hauptpigmentzellen zukommen, aber in den Sehzellen fehlen. Im Lichte zieht sich alles Pigment auf die proximale Hälfte des Auges zurück, so daß die ganze äußere Hälfte frei ist vom Farbstoff und viele seitliche Strahlen eindringen können. Diese Art ist also an intensive Belichtung gewöhnt. Im Dunklen wandert die ganze Irispigmentzelle distal und umhüllt den Kristallkegel.

Besonderheiten und Rückbildungen. Bei *Palinurus argus* ist das Rhabdom bis jetzt vermißt worden, man sieht statt desselben nur eine Pigmentmasse, was auf eine sekundäre Rückbildung hindeutet (s. S. 377). Das Auge von *Palaemon squilla* bildet dorsal in der Mitte des Seitenrandes einen kleinen Vorsprung, das sog. Nebenauge, welches nur wenige Ommen enthält, deren Kristallkegel bis zum Rhabdom reichen. Während alle Krebse, abgesehen von Arten mit rückgebildeten Augen eucon sind, muß die Krabbe *Menaethius monoceros* nach DOFLEIN als pseudocon gelten, indem ihre Kristallkegelzellen von einer schaumigen Masse erfüllt sind. Eine andere Krabbe, der Muschelwächter der Riesenmuschel, *Pinnotheres tridacnae* (**525**) ist sogar acon, indem auf die riesige Linse in kurzem Abstand das Rhabdom folgt. Es bleibt noch festzustellen, ob dieser Mangel eines Kegels als primär oder — was wahrscheinlicher ist bei der phyletischen Stellung der Brachyuren — als sekundär zu gelten hat.

Der Einfluß der Dunkelheit der Tiefsee äußert sich auf die Augen der Decapoden, wie übrigens auch bei anderen Krebsen und bei Fischen, in doppelter Weise, teils in einer Vergrößerung der Augen, teils in einer Rückbildung. So besitzt *Glyphocrangon* monströs große Augen. Bei gewissen Tiefseekrabben der Gattungen *Geryon* und *Platymaia* weisen die vergrößerten Augen sehr viele Ommen auf mit dicken Fazetten, kurzen Kristallkegeln, sehr langen, von Pigment umhüllten Rhabdomen, dicker Tapetumschicht, welche das Licht reflektiert, und mit komplizierten Ganglien. Diese „Dämmerungsaugen“ suchen also die geringe Lichtmenge möglichst auszunutzen. Derartige Formen setzen viele Eier ab, die in der gewöhnlichen Weise als Larven an die Oberfläche steigen. Vielleicht tun sie dies nur bei Nacht, weil sie lichtscheu sind. Die Rückbildung der Augen von Höhlenbewohnern (*Cambarus pellucidus* aus der Kentuckyhöhle [**526**], *Troglocaris schmidti* in Kroatien und Krain) und Tiefseedecapoden zeigt alle Abstufungen, und gewisse Tatsachen sprechen dafür, daß sie als allgemeine Entwicklungshemmung zustande kommt, d. h. die Zahl der Ommen wird geringer und die ontogenetisch zuletzt auftretenden Teile verschwinden oder verkümmern zuerst, wie wir dies schon bei den Amphipoden (S. 524) kennen lernten, also zuerst die Kristallkegel, dann die Rhabdome und schließlich die



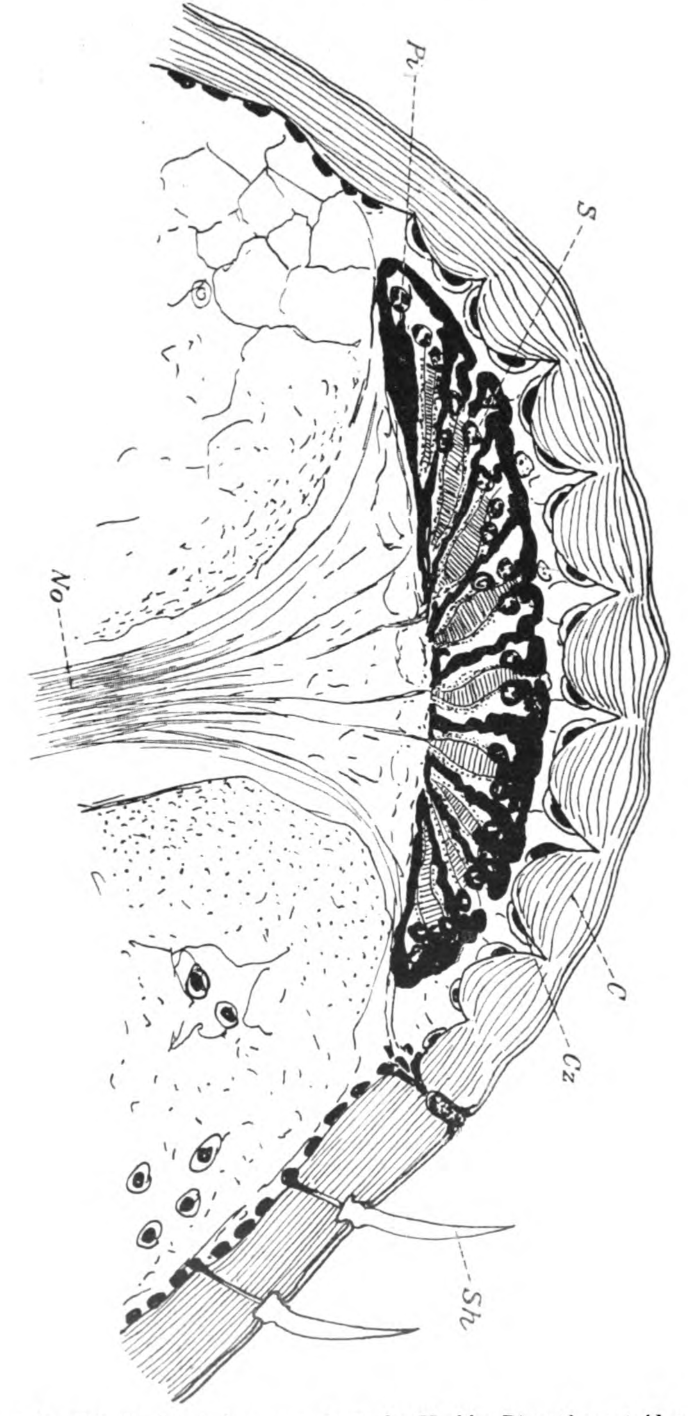


Fig. 525. Schnitt durch das acone Auge der Krabbe *Pinnotheres tridacnae* Rüpp. *C* Linse, *Cz* Corneagenzellen, *Pi* Pigment, *S* Sehstäbchen, *Sh* Sinneshaar, *No* Opticus. Nach Doflein.

Ganglien. Fazetten, Pigment und Augenstiele scheinen sich dieser Reihenfolge nicht zu fügen. So wird es verständlich, daß die Rückbildung der Augen beginnt mit einer Auflockerung der Ommen, und daß sie von außen nach innen fortschreitet, denn ontogenetisch erfolgt das Wachstum von innen nach außen an der Neubildungszone der Ommen. Natürlich darf man nicht erwarten, daß dieses Schema unverbrüchlich eingehalten wird, denn komplizierte Organe brauchen, wie bei der ontogenetischen Entfaltung, so auch bei der Rückbildung längere Zeit als einfache. Der onto- und phylogenetische Verlauf zeigt, daß im allgemeinen nacheinander gebildet werden: Ganglion, Retinula, Kristallkegel, fester Verband der Ommen. Die Rudimentation spielt sich in umgekehrter Reihenfolge ab durch sukzessive Entwicklungshemmung, wie dies auch an andern rudimentären Organen als allgemeine Regel beobachtet wird. Die Kristallkegel erhalten sich zuweilen länger als die Rhabdome, wohl infolge ihrer Festigkeit, die der Auflösung größeren Widerstand darbietet. Läßt man *Leptodora hyalina* hungern, so verschwinden zuerst die Rhabdome, darauf die spitze Hälfte der Kristallkegel, wodurch das Pigment der Sehzellen nach außen verlagert wird. Das Pigment rudimentärer Augen verhält sich sehr verschieden, bei manchen Arten verschwindet es früh, bei andern erhält es sich bis zuletzt, und zwar mit Vorliebe unterhalb der Grenzmembran in der Umgebung des Opticus bzw. des Ganglion opticum. Man darf annehmen, daß solche persistierenden Melaninklumpen zum Teil zu den degenerativen Pigmenten (s. S. 377) gehören, und wenigstens zum Teil intercellulär liegen. Nach jener retro-ontogenetischen Rückbildungsregel muß man erwarten, daß zuerst die Tapetum- und die Irispigmentzellen degenerieren, denn sie treten phylo- und ontogenetisch zuletzt auf, während sich die Retinazellen mit ihrem Pigment viel länger erhalten werden. Zukünftige Untersucher mögen hierauf achten. Die Tatsache, daß so viele Dunkeltiere pigmentlos sind (vgl. S. 381) beweist, daß die Chromatophoren das Licht als funktionellen Reiz nicht entbehren können, aber bei den verschiedenen Arten tritt der Zeitpunkt des Aufhörens der Pigmentbildung bald früher, bald später ein. Der Verlust des Pigments ist zuweilen das einzige Zeichen einer Rückbildung, so bei *Pasiphaea metriomma* aus 2000 m, welche sonst ganz normale Augen hat, während es sich in andern Fällen trotz starker Rückbildung erhält. Es bleibt festzustellen, ob dies dann immer geschieht in der Form des intercellulären degenerativen Pigments. Trotz jener Reihenfolge ist die Rudimentation immer eine Gesamterscheinung aller Augenteile. Es kommt nie vor, daß die Kristallkegel rudimentär, die Retinula und der Nerv noch ganz normal sind. Von Art zu Art kann die Rückbildung verschieden verlaufen und auch individuelle

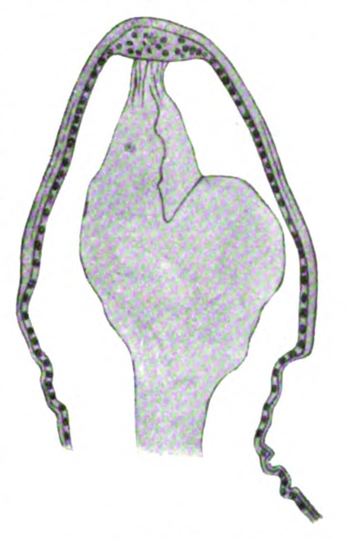


Fig. 526. Schnitt durch das Auge des Höhlenkrebses *Cambarus pellucidus* nach PARKER. Von dem Auge hat sich nur ein Haufen Kerne mit Protoplasma und ein sehr großes Ganglion (*G.o*) erhalten. Fazetten, Kegel. Rhabdom, Pigment sind verschwunden.

Variationen bzw. Rassenunterschiede zeigen. So kommen bei *Munidopsis polymorpha* aus einer Lavahöhle mit Seewasser auf Lanzarote Augen mit Resten von Kristallkegeln und Rhabdomen vor und solche, bei denen sie fehlen. Pigment und Corneafazetten werden stets vermißt. Die Ganglien sind bis auf ein kleines Rudiment an der Basis des Stiels rückgebildet. Die im Schlamm des Mittelmeers in geringer Tiefe lebende *Callianassa stebbingi* zeigt schon deutliche Rückbildung namentlich der äußeren Ommen, während die zentralen besser erhalten sind. Bei der nordischen *Call. subterranea* zeigen nur noch Pigment und spärliche Reste von Kegeln und Retinazellen ohne Rhabdom das frühere Auge an.

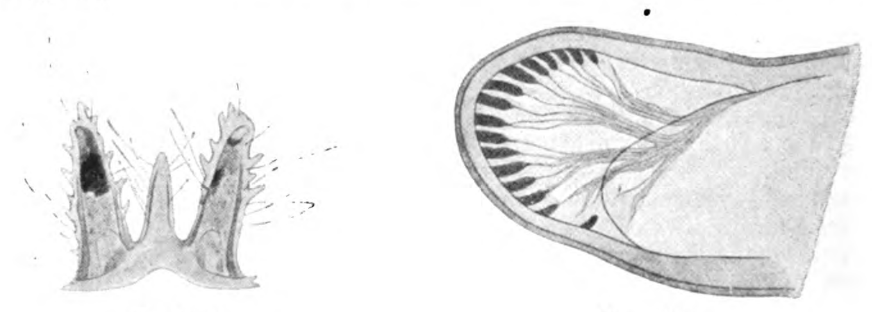


Fig. 527. Fig. 528 A.

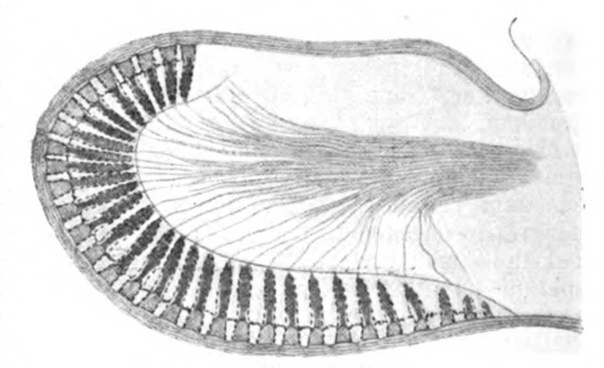


Fig. 528 B.

Fig. 527. Vorderende von *Cymonomus granulatus* aus 1000 m, nach DOFLEIN. Die unbeweglichen Augenstiele sind im optischen Schnitt dargestellt. Sie tragen viele Tasthaare, während alle Teile (Linsen, Kristallkegel, Rhabdome, Pigment, Ganglien) fehlen. Bei Exemplaren aus geringerer Tiefe sind sie noch mehr oder weniger vorhanden.

Fig. 528. A *Cyclodorippe uncifera* var. *glaucomma* aus 700 m ohne Fazetten, Kristallkegel, Pigment, aber mit Rhabdomen und wenigen Nervenfasern. B Dieselbe Art, var. *melanomma* aus 50 m mit normalen Augen. Nach DOFLEIN.

Die Augenstiele verschwinden selten vollständig, so bei *Thaumastocheles zaleucus,* welcher statt derselben nur zwei Gruben besitzt; aber häufig sind sie sehr klein und neigen dazu, unbeweglich zu werden. Bei den aus größeren Tiefen stammenden Individuen von *Cymonomus granulatus* (527) sind sie zu starren Tasthöckern geworden, da sie mit vielen Tasthaaren besetzt sind. Diese Krabbe und zwei andere (*Cyclodorippe uncifera* [528], *Bathyplax typhlus*) sind dadurch interessant, daß von ihnen Unterarten aus verschiedenen Tiefen mit entsprechend abgestufter Rückbildung bekannt sind, wie auch *Cambarus pellucidus* aus den MITCHELL-Höhlen stärker degenerierte Augen hat als Individuen aus der Mammoth-Cave. Nach DOFLEINS Vermutung haben die Krabben

mit rückgebildeten Augen eine abgekürzte oder direkte Entwicklung, so daß sie dauernd im Dunkeln leben, was den Prozeß beschleunigt und verstärkt haben könnte. Folgende Verhältnisse sind für sie charakteristisch. Kleinheit des Auges und geringe Zahl der Ommen. Das tiefschwarze Pigment der Lichtformen fehlt, statt dessen findet sich nur ein bräunlicher Farbstoff in geringen Mengen und in groben Brocken. Das Pigment nimmt dauernd die Nachtstellung ein, als Irispigment oder als Retinapigment oder beides zusammen. Das Retinapigment sammelt sich mit Vorliebe um die Nervenfasern herum. Bei einigen Arten fehlt alles Pigment. Die Linsen und die Kristallkegel ergänzen sich: beide sind von mittlerer Größe oder die einen sind klein und die andern groß. Wenn die Linse stark lichtbrechend ist, so ist diese Eigenschaft beim Kegel wenig entwickelt. Bei vielen Arten sind Linse und Kegel auffallend breit, um möglichst viel Licht aufzufangen, was wir früher schon für die Tiefseeschizopoden (**516**, **518**) feststellten.

r) Die Ocellen der Myriopoden und Arachnoiden.

A. Allgemeines.

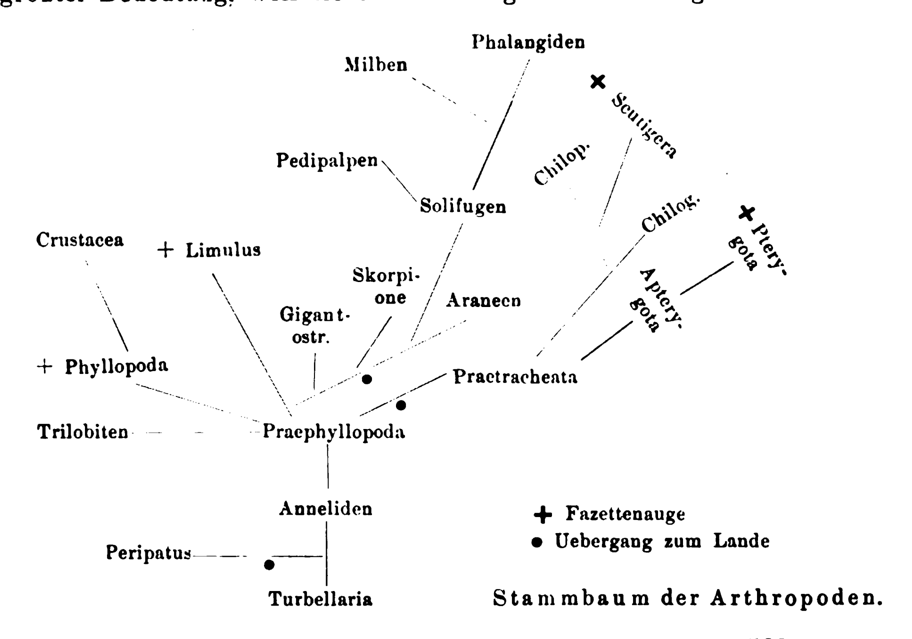
Als Ocelli, Stemmata oder Punktaugen bezeichnet man solche Sehorgane der Arthropoden, deren Sehzellen einer Linse zugeordnet sind und dabei nicht bloß einen Bildpunkt erzeugen und nicht unbedingt auf das Zusammenwirken mehrerer oder vieler Ocellen angewiesen sind. Hierher gehören die unter sich gleichen Augen der Myriopoden und die Augen der Spinnentiere, welche in der Regel in mediane Hauptaugen und seitliche Nebenaugen zerfallen. Die physiologische Selbständigkeit dieser Organe schließt nicht aus, daß mehrere Ocellen dicht nebeneinander liegen (**534**) und ihre Sehfelder sich aneinander schließen und ergänzen. Rücken sie so dicht zusammen, daß jeder nur einen kleinen Teil des Bildes wahrnimmt und sie daher alle zusammen arbeiten, so spricht man von einem Fazetten- oder Komplexauge. Sie kommen unter den Tausendfüßern nur bei *Scutigera* (**533**) vor und fehlen den Spinnentieren. Zu den letzteren rechne ich nicht *Limulus*, welcher sie ebenfalls besitzt (**553**) neben Ocellen. Es liegt auf der Hand, daß zwischen den „gehäuften" Punktaugen der Tausendfüße und einem Fazettenauge kein scharfer Gegensatz vorhanden ist. Die Ocellen sind durchaus nicht immer einfach gebaut, sondern häufig ebenso kompliziert, wie ein zusammengesetztes Auge (vgl. **547** vom Skorpion, **540** von einer Vogelspinne), deren Größe sie freilich nie erreichen. Wie wir bei den Fazettenaugen der Krebse sahen, schließen sich die Sehzellen eines Ommas eng zusammen zu einer Retinula, und ihre Stiftchensäume vereinigen sich zu einem Rhabdom. Man darf aber nicht glauben, daß Retinulae und Rhabdome nur in Fazettenaugen angetroffen werden. Ein enger Zusammenschluß einer bestimmten Anzahl von Sehzellen wird in den Hauptaugen der Skorpione (5 Zellen) und Pedipalpen (3–10), in den Augen der Araneen (2) und auch bei Phalangien (4) beobachtet. Sobald die Stiftchen an den Seiten der Stäbchen sitzen, haben sie ganz allgemein die Tendenz, sich mit der gleichen Bildung des benachbarten Stäbchens oder mit mehreren zu vereinigen zu einem Rhabdom. Es bedingt dies wohl den Vorteil, daß derselbe Lichtreiz 2 oder mehr Zellen zugeführt und dadurch stärker empfunden wird. Während in den Fazettenaugen der Krebse und Insekten die Rhabdome stets dem Licht zugewandt sind, finden wir bei

den Ocellen der Tausendfüße und Spinnen entweder dieselbe Lage oder die rezipierenden Elemente sind vom Lichte abgewandt (Nebenaugen der Pedipalpen und Araneen, Augen der Pseudoskorpione). Da in diesen Fällen stets ein das Licht reflektierendes Tapetum vorhanden ist (**544, 551, 552**), so wird man beide Erscheinungen in ursächlichen Zusammenhang bringen und annehmen dürfen, daß die ursprünglich dem Licht zugekehrten Stäbchen sich im Laufe der Phylogenie nach hinten gedreht haben, denn so erhielten sie gleichzeitig das starke, von vorn kommende und das schwache, reflektierte Licht und wurden dadurch zum Sehen in der Dämmerung und an dunklen Plätzen besonders geeignet. Wie die abgewandte Lage der Stäbchen durch eine ontogenetische Inversion zustande kommt und wie sie auf höchster phyletischer Stufe, bei den Hauptaugen der Araneen, wieder zu einer zugewandten wird (**529** unten links), werden wir gleich schildern. Die Sehzellen der Myriopoden und Arachnoiden enthalten ursprünglich Pigment; bei letzteren tritt aber mit fortschreitender Differenzierung eine Sonderung in Pigmentzellen und pigmentfreie Sehzellen ein, so bei Araneen und den Hauptaugen der Skorpione und Pedipalpen. Die aus der Chitincuticula der Haut hervorgehende Linse ist fast immer groß und bikonvex, um möglichst viel Licht zu sammeln. Die Zellen, welche sie ausscheiden, sind höher als die Epidermiszellen und durchsichtig und werden daher als Glaskörper bezeichnet. Bei Tausendfüßern pflegen sie sich rückzubilden nach Erzeugung der Linse und nur vor einer Häutung wieder aufzutreten. Bei ihnen fehlt also im allgemeinen der Glaskörper (**530, 532**). Dasselbe gilt für die Seitenaugen der Skorpione (**545**), und wir dürfen annehmen, daß auch hier der Verlust des Glaskörpers ein sekundärer Zustand ist, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß so hoch spezialisierte Gebilde wie Retinazellen zugleich oder in der Jugend als Linsenbildner fungieren können. Zwischen Glaskörper und Retina schiebt sich bei den Hauptaugen der Spinnentiere eine Doppellamelle ein, die sog. präretinale Membran, deren kernloses Vorderblatt in die Basalmembran der Hypodermis übergeht und daher dieser entspricht, während das kernhaltige hintere als „postretinale Membran“ den ganzen Bulbus von außen einhüllt und wohl eine mesodermale Bildung ist (**547** vom Skorpion, **540** von einer Spinne). Andere Zellen, welche sehr verschieden ausgebildet sind und die Retina umgeben, werden als Postretina bezeichnet (**540, 547, 551**). Sie gehen aus der proximalen, inneren Wand der Epidermiswucherung hervor, welche die Inversion der Sehstäbchen hervorruft (**529** *g*). Wenn diese Zellen stark pigmenthaltig sind, so daß sie das Licht reflektieren, so dienen sie bei Dämmerungstieren als Tapetum (**544, 551, 552**), während sie bei den auf höchster Stufe stehenden Hauptaugen der Skorpione und Araneen den Charakter eines Füllgewebes angenommen haben (**540, 547** *p.r*).

Die **Phylogenie** der Myriopoden- und Arachnidenaugen ist ein vielumstrittenes Kapitel, in dem man sich nur zurechtfinden wird, wenn man einerseits den aus allen Organen abgeleiteten Stammbaum und andererseits die **Ontogenie** der Augen berücksichtigt. Ich stehe nicht auf dem Standpunkt von VERSLUYS und DEMOLL, die in ihren sonst so ergebnisreichen *Limulus*-Studien zu dem Schlusse kommen, daß die Embryologie in diesem Falle vernachläßigt werden könne und daß „Inversion oder Nichtinversion bei den Augen der Archnoiden eine untergeordnete, durchaus nicht prinzipielle Rolle spielt“. Der nebenstehende Stammbaum der Arthropoden ist derselbe, zu dem wir schon



in I, S. 442 auf Grund des Nervensystems gelangt sind. Er ist hier nur etwas erweitert worden, um erkennen zu lassen, daß 4mal (bei +) unabhängig voneinander (**Homoiologie**) das Fazettenauge durch Aggregierung von Punktaugen entstanden ist. Die Ontogenie ist von größter Bedeutung, weil sie uns den Gegensatz von zugewandten und



Stammbaum der Arthropoden.

abgewandten Ocellen verständlich macht. Die Zeichnungen in **529** werden hoffentlich auch hier wieder erkennen lassen, wie in die Fülle der Formen und Differenzierungen nur die stammesgeschichtliche Betrachtungsweise Uebersicht und Klarheit bringt. Die Präphyllopoden besaßen noch ein sehr einfaches (a), annelidenartiges Auge (vgl. **412**) mit erhöhten pigmenthaltigen Sehzellen, zugewandten Stäbchen und ohne Linse, da der Uebergang der Strahlen von Wasser in flachgewölbtes Chitin keine oder nur eine unbedeutende Brechung verursacht. Ein Seitenast führt von hier zu den Spinnentieren, unter denen *Limulus* die ursprüngliche aquatile Lebensweise noch beibehalten hat, und wie ein „lebendes Fossil" in unsere Zeit hineinreicht. Die Ausführungen jener Forscher, daß die Xiphosuren von den terrestrischen Vorfahren der recenten Scorpioniden abstammen, haben mich nicht überzeugt. Es ist nicht wahrscheinlich, daß ein Stamm, der eben das Land erobert hat, wieder ins Meer zurückgewandert ist. Der Bau der Augen spricht nicht für diese Auffassung. Die Fazettenaugen des *Limulus* (**599** *a'*, **553**, **554**) sind nach ihrer Lage homolog den Hauptocellen der Skorpione (**547**), aber ihre Ommen sind zugewandt und relativ sehr einfach, während die Ocellen der Scorpione sehr kompliziert und aus abgewandten Ocellen hervorgegangen sind. Diese Ommen von *Limulus* sind dadurch sehr primitiv, daß die Glaskörperzellen durch die ganze Länge des Ommas reichen, es fehlt also noch die Zweischichtigkeit. Die Seitenaugen von *Limulus* (**556**) haben durch den Besitz eines Glaskörpers schon die Höhe der Hauptaugen der Solifugen erreicht (**529** *e*), sind also etwas komplizierter als die Seitenaugen der Skorpione (**545**, **529** *f*), denen der

Glaskörper wohl infolge von Rückbildung fehlt. Hierauf ist daher kein Gewicht zu legen. Der große Unterschied zwischen den Haupt(Mittel)-augen der Skorpione und Schwertschwänze zeigt an, daß beide sich frühzeitig getrennt haben, nachdem sie von einer gemeinsamen Stammform die Grundzüge des merostomaten Körperbaus ererbt hatten; er

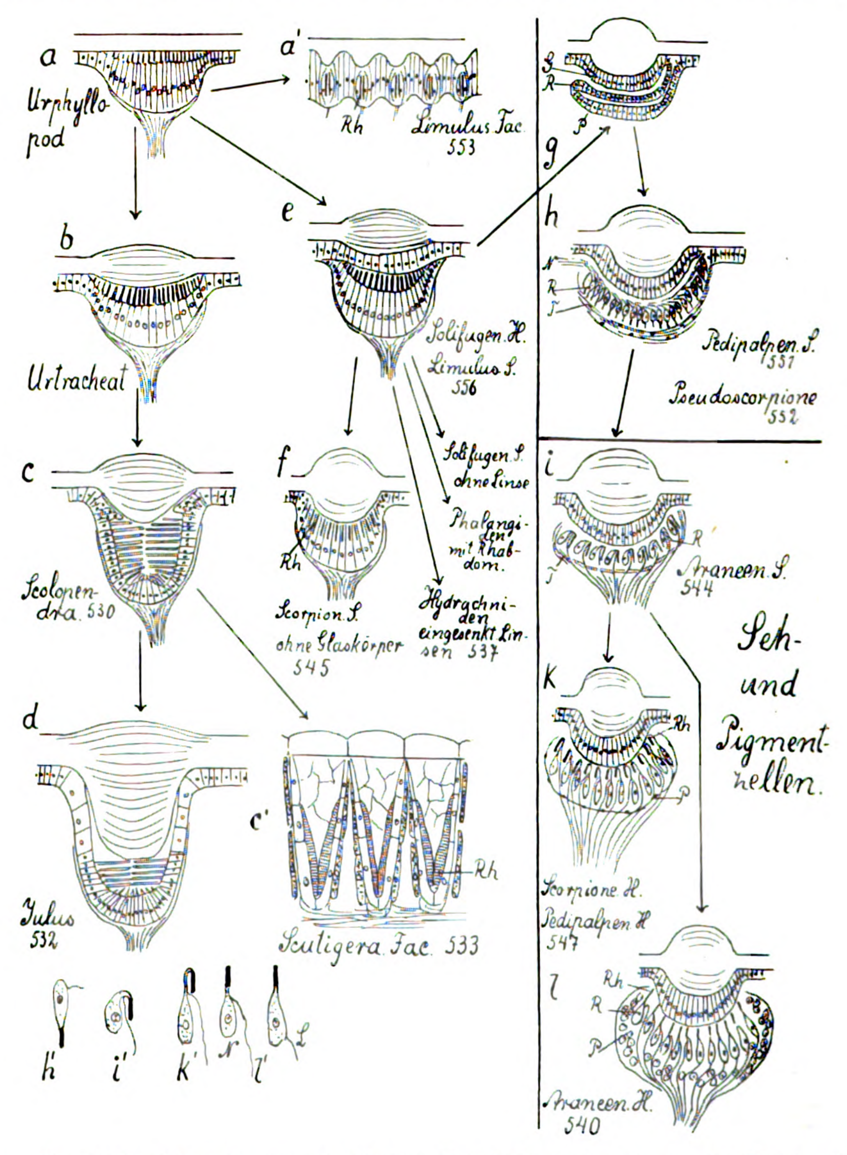


Fig. 529. Schemata zur phyletischen Entwicklung der Augen der Myriopoden und Arachnoiden; unten links die Umwandlung der abgewandten Sehzelle in eine zugewandte. Die Zahlen verweisen auf die größeren Abbildungen des Buches. *Fac* Fazettenauge, *G* Glaskörpercorneagenschicht, *H* Haupt- oder Medianauge, *N* Nerv, *P* Postretina, *R* Retina, *Rh* Rhabdom, *S* Seitenauge; unten links: *N* Netzspinne, *L* Laufspinne. Diese Gegensätze sind auch in *l* eingetragen worden: links der einfachere Zustand der Netzspinne, rechts der höhere der Laufspinne. Orig.

spricht also gegen eine Abstammung des *Limulus* von landbewohnenden Skorpionen. Das Solifugenhauptauge (**529** *e*) kann als der Urtyp des Arachnidenauges gelten. Von ihm leiten sich die Seitenaugen der Solifugen durch Rückbildung der Linse und andere Rudimentationen ab, die Augen der Wassermilben (**537**) durch tiefe Einsenkung der Linse unter die Hypodermis und die der Phalangiden durch vierteilige Rhabdome. Ehe wir verfolgen, wie sich dieser Urtyp durch Inversion weiter vervollkommnet hat, werfen wir einen Blick auf den zweiten Ast, der von den Praephyllopoda zu den Myriopoden führte. Für ihn ist charakteristisch ein sehr tiefer Retinabecher, welcher ein Auswachsen der Sehstäbchen senkrecht zur Lichtrichtung (**530**, **532**, **529** *c*, *d*) und bei *Scutigera* (**533**) einen sehr großen Kristallkörper bedingte. Bei letzterer Gattung drängen sich außerdem die Ocellen zu einem Komplexauge zusammen.

Ein zweiter für die Myriopoden charakteristischer Punkt ist das Fehlen einer Glaskörper- oder Corneagenschicht unter der Linse des fertigen Auges, was ich dadurch erklären möchte, daß diese Zellen durch die Abscheidung der riesigen Linse vollständig verbraucht werden. Sie bilden sich nach jeder Häutung neu zur Erzeugung der neuen Linse. Wie *Scutigera* mit ihrer kleinen Linse sich verhält, bedarf noch der Feststellung; vielleicht werden hier die Corneagenzellen zum Kristallkörper.

Die zweite Sorte von Spinnenaugen sind die abgewandten. Sie entstehen durch eine ontogenetische Inversion (**529** *g*), indem am Seitenrande des Ocellus die Hypodermis eine zweischichtige Falte bildet, welche sich der Augenanlage anschmiegt. Von den drei Zellschichten liefert die äußere wie immer die Linse und dient als Glaskörper, die mittlere wird zur Retina (*R*) und die innere zur Postretina (*P*), welche als Tapetum oder sonst wie fungiert. Es ist klar, daß die Sehstäbchen eine vom Lichte abgewandte, invertierte Lage haben müssen, da die distalen Enden ihrer Zellen gegen die Postretina gekehrt sind. Durch diesen Bildungsmodus wird das der Augenanlage zur Verfügung stehende Zellmaterial vermehrt, und darin liegt der Vorteil oder, selektionistisch gesprochen, die Ursache, warum es zu einer solchen Weiterentwicklung gekommen ist. Die äußere Zellschicht konnte jetzt ihre ganze Kraft auf die Abscheidung einer sehr großen Linse (**539**, **540**, **547**, **549**) verwenden und war noch fähig, zu hohen Glaskörperzellen auszuwachsen. Ein weiterer Vorteil bestand in der Bildung des Tapetums, durch welches die geringe Lichtmenge der Dämmerung oder eines dunklen Wohnorts ausgenutzt wurde. So entstand das Seitenauge der Pedipalpen (**551**, **529** *h*) als erste Etappe auf diesem Wege, denn Linse und Glaskörper sind noch nicht von besonderer Größe. Der Nerv tritt seitlich an das Auge, um zu den proximalen Enden der Sehzellen zu gelangen. Die nächste Stufe (**529** *i*) zeigt das Seitenauge der Araneen (**544**): die Zellkörper (*rz*) der Sehzellen haben sich zur Seite gebogen, damit das Licht direkt zu den in einer Reihe angeordneten Sehstäbchen gelangen kann; außerdem schlagen die Nervenfasern den kürzeren Weg ein, indem sie direkt von hinten durch das Tapetum an die Retinazellen hinantreten (**529** unten bei *i'*). Auf der höchsten Stufe stehen die Hauptaugen der Skorpione, Pedipalpen (*K*) und Araneen (*l*). Die beiden mittleren Augen, welche durch ihre Lage zum Fixieren der Beute besonders günstig sind, haben sich zu Tagaugen entwickelt unter Rückbildung des Tapetums. Skorpione habe ich im hellsten Sonnenscheine am Ein-



gange von Erdspalten gesehen, und ebenso fangen viele Spinnen die Taginsekten am Lichte. Bei den Skorpionen (**547**) und Pedipalpen hat sich der Körper der Sehzelle fast vollständig hinter das Stäbchen verlagert (**529** *k*), so daß dieses praktisch als zugewandt bezeichnet werden muß, und bei den Araneen (l) ist diese Zellumkehr vollendet. Bei den Netzspinnen (**539**) zeigt aber die etwas seitliche Lage des Opticus und die Anheftung der Nervenfaser in der Nähe des Stäbchens (**529** *l'* links) noch die ursprüngliche Inversion an. Erst bei den Laufspinnen (**540**) ist die Sehzelle von einer primär zugewandten kaum zu unterscheiden (**529** *l'* rechts). Daß bei diesen sekundär zugewandten, hoch entwickelten Ocellen auch Rhabdome vorkommen, ist begreiflich, denn sie finden sich schon auf dem Stadium **529** *i*. Nach Purcell sollen auch die Augen der Phalangiden durch Inversion sich anlegen. Es ist also möglich, daß sie ebenfalls von diesem Stadium sich ableiten (nicht von *e*) unter Rückbildung des Tapetums; das Vorkommen von Rhabdomen spricht hierfür. Endlich sei bemerkt, daß auf den drei höchsten Stufen *i*, *k*, *l* die Retina sich in Pigment- und Sehzellen gesondert hat.

B. Spezielle Schilderungen.

Myriopoden. Die Ocellen der Tausendfüßer sind besonders interessant, weil sich an ihnen die Weiterentwicklung zum Fazettenauge verfolgen läßt. Die Scolopender haben jederseits nur 4, ziemlich weit auseinander stehende Ocellen, gleich hinter den Fühlerwurzeln. Die übrigen Gattungen besitzen „gehäufte Ocellen“, indem die Punktaugen dicht nebeneinander liegen, aber ohne sich zu berühren. So hat *Polyxenus* jederseits 6, *Glomeris* 8 oder 9 (**535**), *Julus* und *Lithobius* (**534**) an die 40 Punktaugen. *Scutigera* (**533**) endlich besitzt

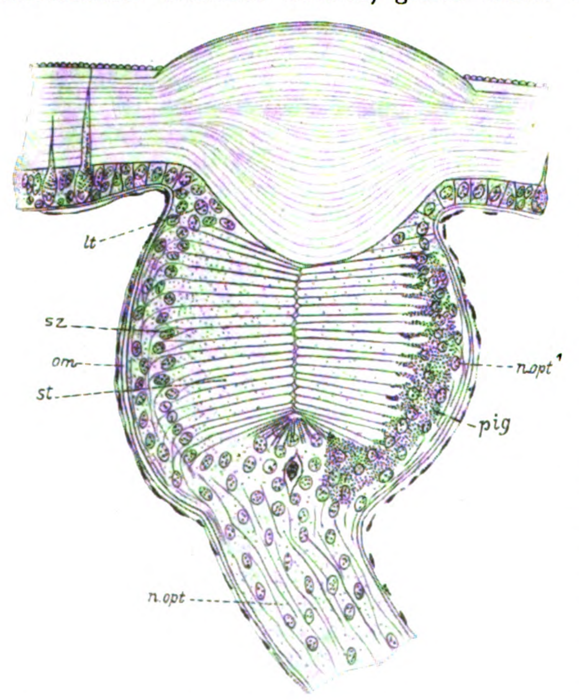


Fig. **530**. Medianschnitt durch das Auge von *Scolopendra dalmatica* nach Heymons. $^{355}/_{1}$. *bsm* Basalmembran, ch^1-ch^3 drei Chitinschichten, *cs* Cutis, *drc* Drüsenzellen, *lt* lentigene Zellen, *n.opt*, n.*opt*' Opticus, *om* äußere Augenmembran, Fortsetzung der Basalmembran, *pig* Pigment der Sehzellen, nur rechts gezeichnet, *sz* Sehzellen, *st* Stäbchen derselben, *zk* Kerne von Ersatzzellen. Etwas verändert.

schon primitive Fazettenaugen, indem mehrere Hundert Ommen, welche im Innern eine Art Kristallkörper besitzen, mit 5—6eckigen Fazetten eng aneinanderstoßen. Bei allen Myriopoden ist die geschichtete Linse in

Anpassung an die meist dunkle Umgebung sehr groß, ungefähr ebenso hoch wie breit, und springt besonders innen weit vor (**530**, **532**); nur während der Häutung ist die neugebildete Linse zunächst niedrig und flach gewölbt. Auch die Linse von *Scutigera* (**533**) ist niedrig, da ein zweiter dioptrischer Apparat auf sie folgt. Das becherförmige Auge der Tausend-

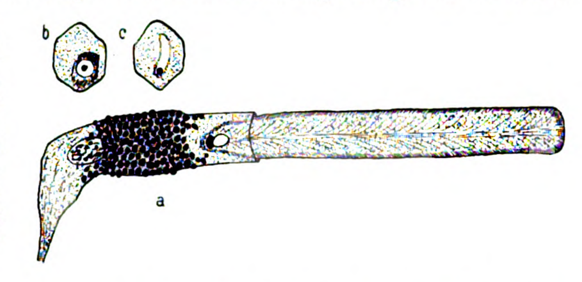


Fig. 531. Sehzelle von *Scolopendra* nach Versluys-Demoll. *a* längsgetroffen. Das Sehstäbchen sitzt in einer Manschette der Zelle und weist hier eine Vakuole und ein stark färbbares, zuweilen doppeltes Körperchen auf. *b, c* Querschnitte durch diese Basis, *b* durch den Kern, *c* durch die Vakuole.

füße besteht distal aus einer schmalen Zone von pigmentierten oder hellen Linsenzellen und proximal aus pigmenthaltigen Sehzellen, deren lange Stäbchen meist senkrecht zur optischen Achse, also quer (sog. halb abgewandte Lage) stehen, was ich als eine Einrichtung zum Abschätzen der Entfernung deuten möchte, da je nach dem Abstand des Objekts verschiedene Stäbchen gereizt werden müssen. Während der

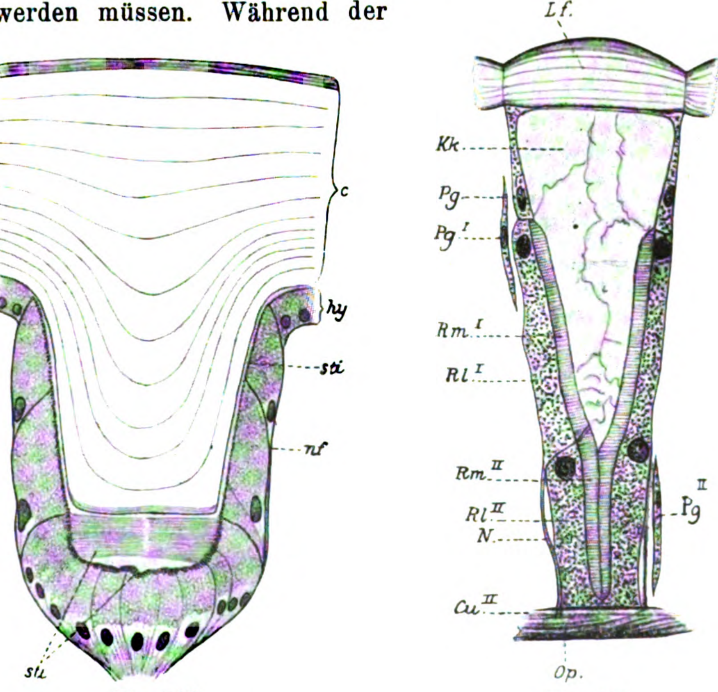


Fig. 532. Medianschnitt durch das Auge von *Julus* nach Hesse. $^{900}/_1$. *c* Cornea (Linse), *hy* Hypodermis, *sti* Stiftchen, *nf* Nervenfasern.

Fig. 533. Omma der Myriopode *Scutigera coleoptratata* nach Grenacher, etwas verändert. $^{590}/_1$. Cu^{II} innere Cuticula (Basalmembran), *Kk* Kristallkörper, *Lf* Linsenfazette, *N* Nervenfaser, *Opt* Opticus, Pg, Pg^{I}, Pg^{II} Pigmentzellen, Rl^{I}, Rl^{II} Retinazellen Rm^{I}, Rm^{II} Rhabdom.

Häutung vermehren sich die corneagenen (lentigenen) Zellen und bilden häufig eine dicke glaskörperähnliche Schicht zwischen Linse und Retina, welche später vor der Mitte der Linse ganz oder fast ganz verschwindet. Bei den Scolopendern (531) sind die Stäbchen ungewöhnlich lang und stoßen in der Mitte zusammen. Sie bestehen aus einer protoplasmatischen, von Neurofibrillen durchsetzten Achse und einer festen, röhrenartigen Außenwand, die häufig als Cuticula, aber mit mehr Recht als Stiftchensaum gedeutet wird, da sich die Neurofibrillen bis zu ihr verfolgen lassen (531). Der Boden des Augenbechers springt bei verschiedenen Arten entweder kegelförmig vor und trägt hier keine oder nur verkümmerte Stäbchen oder er senkt sich abermals napfförmig ein. Die Augen derselben Art können in dieser Hinsicht verschiedene Verhältnisse darbieten. Zwischen den Kernen des Kegels liegen plumpe birnförmige Zellen, die einen zentralen Körper mit Stiftchensaum (?) umschließen. Es scheint die Tendenz vorhanden zu sein, die Stäbchen des Kegels mehr in die optische Achse einzustellen, um auf diese Weise deutliche Bildpunkte zu erzielen. Die Nervenfasern der Seh-

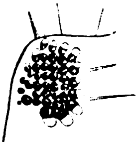


Fig. 534.

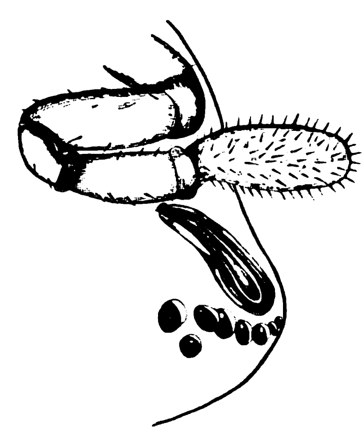


Fig. 535.

Fig. 534. Linker Augenhaufen von *Lithobius forficatus*, von der Seite gesehen. $^{50}/_{1}$. Orig.

Fig. 535. Rechter Augenhaufen einer *Glomeris*-Art von der Seite gesehen. $^{50}/_{1}$. Zwischen den Augen und den Fühlern liegt in einer hufeisenförmigen Grube das sog. TÖMÖSVARYsche Organ, dessen Funktion unbekannt ist. Es besteht aus einem Wulst von Sinneszellen in der Tiefe einer Hautspalte.

zellen bilden eine von Kernen durchsetzte Schicht (*n. opt*[1]), welche sich in den Augennerv fortsetzt. Sie wird von außen von der Fortsetzung der epidermalen Basalmembran (*om*) begrenzt, an die sich eine Schicht von pigmentierten mesodermalen Zellen anschließt.

Glomeris und *Lithobius* zeigen im Bau der Augen nichts wesentlich Neues, während *Julus* durch die enorm große Linse bemerkenswert ist. Sie ist außen fast eben und springt nach innen tief in den Augenbecher hinein (532). Dadurch zerfallen die Sehzellen in 3 Gruppen, von denen nur die mittlere lange Stäbchen trägt, während sie davor und dahinter verkümmert sind. Es ist zunächst auffallend, daß die trägen Pflanzenfresser (*Glomeris, Julus*) im Bau der Augen ebenso hoch organisiert sind wie die räuberischen Chilopoden. Diese Tatsache ist aber verständlich, wenn man bedenkt, daß wegen der Stellung der Stäbchen senkrecht zur optischen Achse ein solches Auge nur ganz verschwommene Bilder von großen, sich bewegenden Gegenständen wahrnimmt. Die Tausendfüßer laufen daher gegen unbewegliche Gegenstände an und vermeiden sie nur, wenn sie viel Licht reflektieren. Sie sind lichtscheu, und das Auge dient in erster Linie zur Unter-

scheidung von Hell und Dunkel. Diese Fähigkeit kommt aber auch den augenlosen Arten zu und muß also zum Teil in der Haut begründet sein. *Polydesmus complanatus* besitzt am vorletzten Fühlerglied das sog. fingerförmige Organ (**24**, *fing.or*), welches als ein Sehorgan gedeutet wird, da seine Seitenwand pigmentiertes Epithel trägt, während an der Kuppe Sinneszellen mit einem distalen Stiftchen enden, deren Zusammenhang mit dem darunter befindlichen Nerven freilich noch nicht klar erkannt ist. Die Art besitzt keine Augen, ist aber trotzdem lichtempfindlich, und zwar verhalten sich die Tiere bei greller Belichtung negativ. Nach Entfernung einer Antenne tritt keine Aenderung ein, eine Schockwirkung ist also ausgeschlossen. Werden beide Antennen amputiert, so tritt die Umkehr viel später ein und macht mehr einen zufälligen Eindruck. Nur bei den südeuropäischen und tropischen, sehr behenden, unter Steinen, Rinde und im Mulm alter Bäume von allerlei Kleintieren lebenden **Scutigeriden** hat sich das Sehorgan zu einem eigenartigen Fazettenauge und damit zu weit höherer Leistung entwickelt. *Scutigera araneoidea* hat in jedem Auge ca. 100 Ommen, *Sc. forceps* etwa 200. Der Bau der Ommen ist aus **533** ersichtlich. Der stark lichtbrechende Kristallkörper (*Kk*) besteht aus 6—12 unregelmäßigen Stücken, die wohl als umgewandelte Zellen anzusehen sind, obwohl Kerne in fertigem Zustand fehlen. Es liegt hier, wie es scheint, eine Konvergenz mit dem euconen Omma des Fazettenauges vor, doch fehlt die regelmäßige Anordnung der Kristallkörperzellen. Die Zellen jedes Einzelauges bilden einen Trichter und sind in drei Schichten angeordnet. Die 8—12 Zellen der distalen Schicht (*Pg*) enthalten Pigment, bilden aber wohl auch die Linse. Die beiden andern sind pigmenthaltige Sehzellen und tragen an der dem Kristallkörper anliegenden Seite einen breiten Saum von Stiftchen (*Rm*), welche bei den 3—4 proximalen Zellen sich zu einem Rhabdom (Rm^{II}) aneinanderlegen, während sie bei den 9—12 distalen (Rm^{I}) trichterförmig auseinanderweichen. Ungefähr 17 schmale Pigmentzellen (Pg^{I},Pg^{II}) schmiegen sich außen an das Omma an, außerdem wird die Basis jedes Ommas von *Sc. forceps* noch von 4 hellen Supplementzellen umgeben. Eine Basalmembran (Cu^{II}) begrenzt die Ommen und wird nach innen begleitet von den Opticusfasern, zu denen die Ausläufer (*N*) der äußeren Sehzellen (Rl^{I}) gelangen, indem sie an den inneren (Rl^{II}) vorbeiziehen. Durch die variabele Zahl der verschiedenen Zellarten und den ganz andern Bau weicht dieses Fazettenauge von dem der Krebse und Insekten so sehr ab, daß es als eine konvergente Bildung zu beurteilen ist. Die Scutigeriden haben sich vermutlich von der Wurzel der Chilopoden abgetrennt (s. S. 539) und sind dann ihren eigenen Weg gegangen. Das Schema **529** (*c'*) ist natürlich nicht so aufzufassen, daß ein Omma von *Scutigera* aus einem Ocellus von *Scolopendra* sich entwickelt hat.

Bezüglich der **Onychophoren** (*Peripatus*) vgl. S. 444.

Arachnoiden.

Die Solifugen besitzen 2 Hauptaugen auf einem kleinen Hügel in der Mitte des Vorderrandes des Cephalothorax und ein oder zwei Paar rückgebildeter Seitenaugen. Die Hauptaugen stehen dem Urtypus eines Arachniden-Ocellus noch sehr nah, wenn wir absehen von der sehr großen Zahl der Retinazellen und der starken Entfaltung des





zugehörigen Ganglions. Da die Anordnung der Elemente ähnlich ist wie bei den Hauptaugen der Araneen (**540**), verzichten wir auf eine besondere Abbildung. Die Linse ist groß, kugelig. Die Glaskörperzellen sind gut ausgebildet, meist viel höher als die Hypodermiszellen, mit denen sie durch stark pigmentierte Uebergangszellen (sog. Iris) verbunden sind. Es folgt eine kernlose Doppellamelle, deren vorderes Blatt als Basalmembran der Glaskörperzellen anzusehen ist, während das hintere zweifelhaften Ursprungs ist, aber vermutlich nicht aus eingewanderten Mesodermzellen hervorgeht, sondern nur eine Abspaltung des Vorderblattes ist. Daher die Kernlosigkeit. Die pigmenthaltigen Sehzellen enden distal mit langen Stäbchen, die aus einer protoplasmatischen Achse und einem scheidenförmigen Zwischenraum bestehen. Besondere Pigmentzellen und ein Tapetum fehlen. Eine Postretina ist nur in der Jugend am äußeren Seitenrande ausgebildet. Es folgt auf die Retina ein großes Ganglion opticum, eine von vielen Nervenfasern und Zellen gebildeten Masse. Sie wird umgeben von einer bindegewebigen Hülle, welche sich auf den Opticus fortsetzt. Die im wesentlichen ebenso gebauten Seitenaugen haben keine eigentliche Linse, sondern nur eine verdickte Cuticula und sind daher äußerlich schwer sichtbar. Ihr rudimentärer Zustand geht daraus hervor, daß auch die Glaskörperzellen Pigment führen und die peripheren Sehzellen der Stäbchen entbehren.

Die Augen der **Phalangiden** sind den Hauptaugen der Solifugen sehr ähnlich, weshalb wir sie hier anschließen. Es sind nur zwei vorhanden (**536**), welche auf einer kleinen unbeweglichen medianen Erhebung des Cephalothorax etwas hinter dem Vorderrande desselben sitzen und hauptsächlich nach der Seite sehen, so daß die eigenen Mundwerkzeuge nicht von ihnen kontrolliert werden können. Die Tiere weichen einer vor ihnen befindlichen Hand geschickt aus. Die Linse ist sehr groß, fast kugelig, geschichtet, und geht aus den drei Lagen der Chitincuticula hervor, von denen die innere an der Peripherie der Linse dunkel pigmentiert ist und so eine Art Iris bildet. Die Glaskörperzellen sind höher als die Epidermis. Es folgt dann eine kernlose präretinale Membran, welche mit der das ganze Auge einhüllenden postretinalen Membran zusammenhängt. Die Retina ist sehr hoch. Die pigmenthaltigen Sehzellen legen sich zu je vier zu einer Retinula zusammen, so daß auch das Rhabdom vierteilig ist. Die Kerne der Sehzellen liegen proximal in verschiedener Höhe, und die austretenden Nervenfasern vereinigen sich in jedem Auge zu 8 Nerven, welche in zwei Reihen angeordnet sind. Keine Pigment- oder Tapetumzellen. Von den 4 Sehzellen liegt eine zentral und die andern um sie herum. Die von PURCELL beschriebene Wabenstruktur der

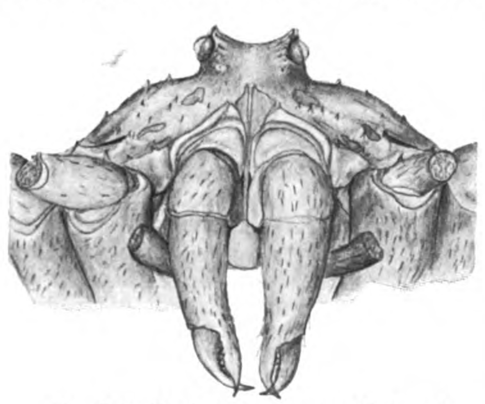


Fig. **536**. Cephalothorax von *Phalangium cornutum* in der Ansicht von vorn mit dem Augenhöcker, nach SCHEURING.

Rhabdome ist wohl durch Stiftchensäume der Rhabdomere vorgetäuscht worden. Bei *Acantholophus* und Verwandten können die benachbarten Rhabdome an ihren distalen Enden zu einem unregelmäßigen Netzwerk verschmelzen.

Milben. Die Milben sind entweder blind (Gammasiden u. a.) oder sie besitzen kleine, einfach gebaute Augen mit halbkugeliger Linse ohne Glaskörper und einer oft schön gefärbten Retina. Dieser Mangel eines Glaskörpers braucht nicht unbedingt wie bei Myriopoden und den Seitenaugen der Skorpione ein sekundärer Zustand zu sein, da die Sehzellen mit so breiter Fläche enden, daß sie den hinteren Teil der Linse ausgeschieden haben können. Die Augen liegen jederseits einzeln oder paarweise dem Vorderkörper auf; bei Trombidiiden sind sie häufig gestielt. Manche Ixodiden haben 1 Paar am Rande des Scutums, *Ornithodorus* hat 1 oder 2 Paar am sog. Hüftwulst oberhalb der Ansatzstelle der Beine, die Wassermilben haben 2 Paar Augen. Nur die letzteren sind genau bekannt. Sie treten uns in zwei verschiedenen Formen entgegen. Bei *Curvipes* (537) und Verwandten

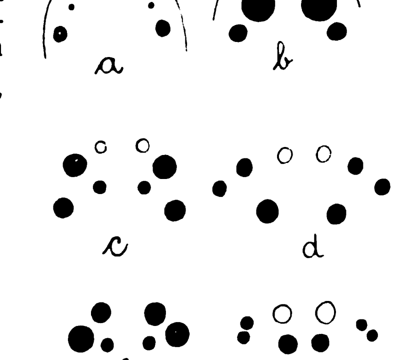


Fig 537. Fig. 538.

Fig. 537. Schema eines Doppelauges einer Wassermilbe (*Curvipes*) nach Lang aus Demoll. *Ep* Epidermis, *LF* Linsenfortsatz, *M* Muskeln, *P* periretinale Membran, *V,H* Linse des Vorder- und des Hinterauges, *Rh* Rhabdom.

Fig. 538. Verschiedene Stellung der Augen bei Araneen, Hauptaugen hell, Nebenaugen dunkel. *a Salticus* Springspinne, *b* Lycoside *Dolomedes* Wolfsspinne, *c* Thomiside *Xysticus* Krabbenspinne, *d Argyroneta* Wasserspinne, *e Dystera* Röhrenspinne ohne Hauptaugen, *f Epeira* Kreuzspinne.

(*Hygrobates, Limnesia*) ist das ganze Auge mitsamt der Linse etwas unter die Körperhaut gerückt und dadurch zu einem Blasenauge geworden; der distale noch mit der Haut zusammenhängende Teil der Blase wird als sog. periretinale Membran (*P*) bezeichnet. Es sind nur 8—12 große Sehzellen vorhanden, von denen immer zwei benachbarte ihre Stäbchen zu einem zweiteiligen Rhabdom aneinander legen. Jederseits ist das vordere Auge größer als das hintere, und beide Linsen sind durch einen Strang miteinander verbunden. Die chitinige Vorderlinse bildet merkwürdigerweise einen langen Fortsatz (*LF*), an den sich ein Muskel ansetzt, wodurch beide Augen zusammen bewegt werden können. Der distale größere Teil der Linse ist härter als der proximale; vermutlich wird dieser von den Sehzellen, jener von der periretinalen Membran ausgeschieden. Die Sehzellen enthalten Pigment,

aber wahrscheinlich kommen daneben auch reine Pigmentzellen vor. Bei der zweiten Gruppe von Milben (*Diplodontus* u. a.) sind die Augen insofern primitiver, als die Linsen noch in der Höhe der Chitinhaut liegen. Andererseits sind die Sehzellen in größerer Zahl vorhanden und tragen allseitige (4—6) Stiftchensäume, welche sich zu netzartigen Rhabdomen aneinanderlegen. Bei *Eylais* und *Hydrodroma* sind die Augen unbeweglich, weil sie paarweise in einer Chitinkapsel liegen.

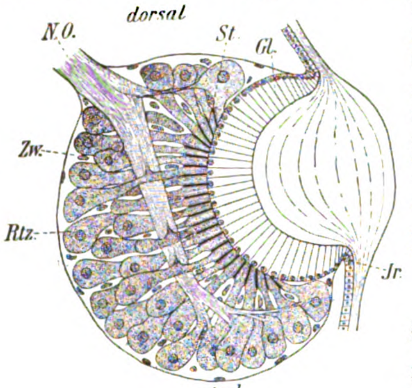


Fig. 539. Längsschnitt durch das Hauptauge einer Netzspinne, *Tegenaria atrica*, nach Widmann. *Gl* Glaskörper, *Ir* Iris, *N.O* Sehnerv, *St* Stäbchen, *Rtz* Retinazellen, *Zw* pigmentierte Zwischenzellen.

Araneen. Bei den echten Spinnen kommen nebeneinander 2 Sorten von Augen vor, erstens 2 mediane zugewandte Hauptaugen ohne Tapetum,

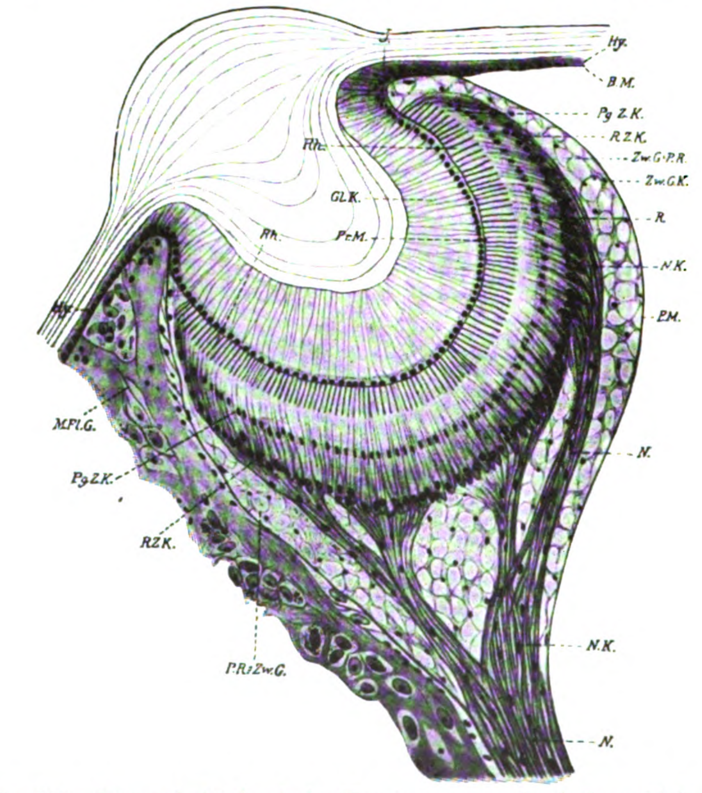


Fig. 540. Längsschnitt durch das Hauptauge einer Laufspinne (*Avicularia* sp.), entpigmentiert, nach Scheuring. *BM* Basalmembran, *Gl.K* Glaskörper, *Hy* Hypodermis, *M.Fl.G* mesodermales fibrilläres Gewebe, *N* Nerv, *N.K* Nervenkern, *PgZK* Kern der Pigmentzelle, *P.R* Postretina, *P.M* postretinale Membran, *Pr.M* Präretinale Membran *R* Retina, *RZK* Kern der Retinazelle, *Zw.G* Zwischengewebe.

aber mit Muskeln zur Augenbewegung, und zweitens 6, nur bei einigen Dysderidae (Röhrenspinnen) 4, abgewandte Nebenaugen mit Tapetum, aber ohne Muskeln. Augenlose Arten sind nur ganz vereinzelt bekannt, so z. B. die farblose langbeinige *Telema tenella* aus Höhlen der Pyrenäen und die Gattung *Blanioonops* aus afrikanischen Höhlen. Die Hauptaugen sind bei Salticiden (Sprungspinnen), **538a**, und anderen Familien zugleich die größten, während sie bei den Wolfsspinnen (Lycosidae, b), Krabbenspinnen (Thomisidae, c) u. a. die kleinsten

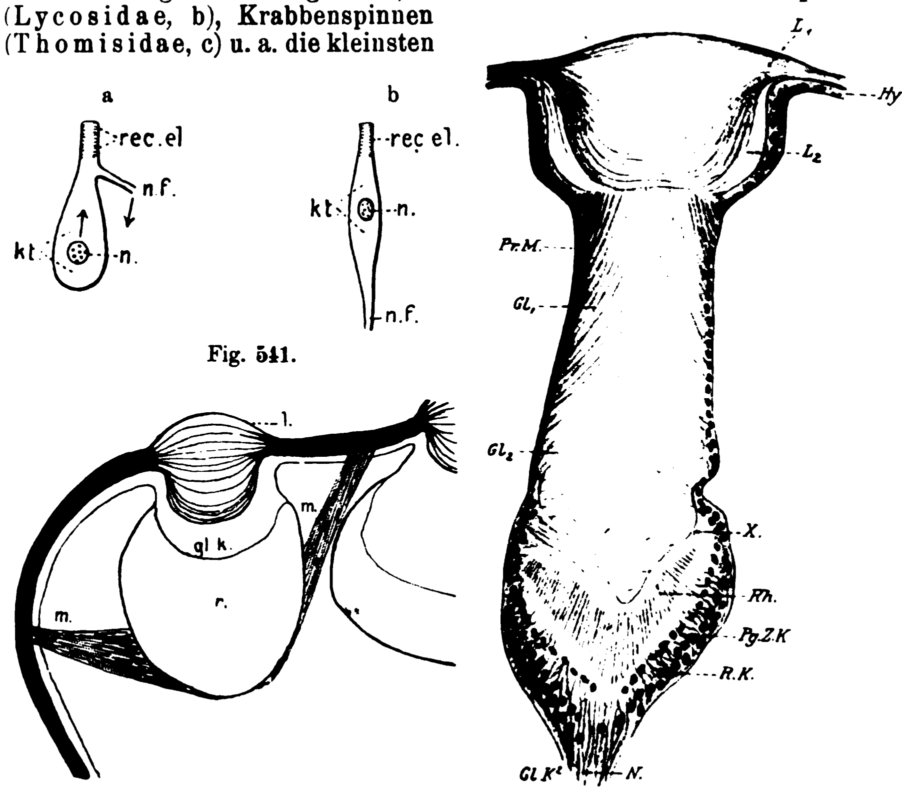


Fig. 541.

Fig. 542. Fig. 543.

Fig. 541. Schema der Sehzellen im Hauptauge von Spinnen. *a* niederer Zustand von Netzspinnen, *b* höherer Zustand von Laufspinnen. Nach WIDMANN. *nf* Nervenfaser, *n* Kern, *Kt* Kernteil der Zelle, *rec.el* rezepierendes Element.

Fig. 542. Sagittalschnitt durch das Auge einer Laufspinne, *Trochosa ruricola* nach SCHEURING. *gl.k* Glaskörper, *l* Linse, *m* Muskel, *r* Retina.

Fig. 543. Sagittalschnitt durch das Hauptauge von *Salticus scenicus* nach SCHEURING. Gl_1, Gl_2 Glaskörper, L_1, L_2 Linse, *Pr.M* Präretinale Membran, *Rh* Rhabdom. Sonst wie in **540**.

sind, so daß der Gegensatz zwischen beiden Sorten nicht auf der Größe beruht. Die Stellung dieser Augen ist für jede Gattung so charakteristisch, daß sie in der Systematik eine große Rolle spielt; bei den Netzspinnen (d—f) stehen sie in 2, bei den beweglicheren Spring- und Laufspinnen (a–c) in 3 Reihen. Bei den letzteren sehen die beiden vorderen Reihen nach vorn und außen, die dritte Reibe nach hinten und außen, so daß sie allseitig nach Beute ausspähen können.

Hauptaugen (**539**, **540**). Die Linse ist meist stark bikonvex, eiförmig oder rundlich und wird wie die Körpercuticula aus drei Lagen

von Chitinschichten gebildet, von denen die proximale die stärkste ist. Bei den Drassiden kann die Innenfläche der Linse plan oder sogar konkav sein, während bei *Argyroneta aquatica* in Anpassung an das Wasserleben die Außenfläche eben ist. Die Glaskörperzellen sind hoch, stark lichtbrechend, mit „Iris“-Pigment am Uebergange in die Hypodermis. Die Doppellamelle der präretinalen Membran (*Pr.M*) ist kernlos und entspricht einer Basalmembran der Glaskörperzellen. Die Stäbchen der farblosen Sehzellen sind dem Licht zugewandt und tragen allseitig oder an zwei Seiten Stiftchensäume, welche im letzteren Falle von zwei benachbarten Zellen sich zu einem Rhabdom aneinanderlegen. Die zwischen den Sehzellen liegenden Pigmentzellen schieben sich bis an die Basis der Stäbchen oder reichen bis zum Glaskörper. Diese Hauptaugen treten uns in einer niedrigen Ausbildungsstufe bei den Netzspinnen und in einer höheren bei den Laufspinnen entgegen. Bei den Netzspinnen (**539**) tritt der Nerv an die Seitenwand des Auges, durchsetzt dasselbe etwas hinter den Stäbchen, und seine Fasern verbinden sich hier mit den Sehzellen (**529** *l*, links; in *l'* bei *N*). Es ist nur ein dorsaler Augenmuskel vorhanden, welcher das Organ nach verschiedenen Richtungen einstellen kann. Bei den umherlaufenden Spinnen (**540**) zieht der Nerv von hinten an das proximale Ende der Sehzellen (**529** *l*, rechts; in *l'* bei *L*). Es ist ein dorsaler und ein ventraler Augenmuskel vorhanden (**542**), zuweilen noch mehrere. Zwischen der Retina und der postretinalen Membran (**540** *PM*) kommt es vielfach zur Ausbildung eines Zwischengewebes, der sog. Postretina (*PR*), welche bei den Theraphosiden, wie die Abbildung zeigt, besonders entwickelt ist. Da die Sehzellen der Wirbellosen in der Regel am proximalen Ende die Nervenfaser abgeben, so sollte man das Verhalten der Laufspinnen als das primäre ansehen. Ontogenetisch machen sie aber zuerst das Stadium der Netzspinnen (**541 a**) durch, so daß dieses als das niedere anzusehen ist. Dafür spricht auch die größere Zahl der Sehstäbchen und Muskeln bei den Laufspinnen. Ueber die Ontogenie und die Entstehung der Inversion der Stäbchen vgl. das oben Gesagte.

Eine besondere Schilderung verdienen die **Hauptaugen der Salticiden** (**543**). Sie sind so groß, daß sie fast die ganze Breite des vorderen Kopfes einnehmen (**538 a**) und dabei lang und zylindrisch; bei *Salticus scenicus* erreichen sie mit 1 mm Länge ungefähr $^1/_7$ der Körperlänge. Die Linse ist an der hinteren Hälfte seitlich verbreitert und hier von geringerer Brechung, so daß die Strahlen wohl nur durch die Mitte gehen. Der sehr lange durchsichtige Glaskörper besteht aus einer vorderen Portion (Gl_1) mit langen Zellen, welche bis zur Linse reichen, und einer hinteren (Gl_2), welche den Raum bis zur Retina ausfüllt und, wie es scheint, aus sehr wasserreichen Zellen mit degenerierenden Kernen besteht. Die peripheren Zellen sind um den Kern herum stark pigmenthaltig, und dasselbe gilt für die Hypodermiszellen, welche die Linse seitlich umgeben, so daß nur die gerade von vorn einfallenden Strahlen die Retina erreichen. Diese vertieft sich in der Mitte kegelförmig, und da hier die Rhabdome besonders lang sind und sehr dicht stehen, erzeugen sie eine Region des deutlichsten Sehens. Sie setzen sich aus zwei Rhabdomeren zusammen. Die Kerne der Sehzellen liegen proximal. Die Pigmentzellen schieben sich weiter nach vorn ein, werden zwischen den Stäbchen pigmentfrei und erzeugen merkwürdigerweise zwischen Gl_2 und den Stäbchen eine dicke fibrilläre durchsichtige Schicht (*X*). Die Linse liefert infolge ihrer größeren

Brennweite ein vergrößertes Bild, welches wegen der vielen Stäbchen auch scharf sein wird. Das Gesichtsfeld hingegen muß sehr eng sein, was dadurch ausgeglichen wird, daß ein sehr komplizierter Apparat von 6 Muskelpaaren die Augen nach den verschiedensten Richtungen einzustellen vermag.

Für die **Nebenaugen** der Spinnen ist charakteristisch die vom Licht abgewandte Lage der Stäbchen, das Vorhandensein eines Tapetums und das Fehlen von Augenmuskeln. Auch hier bedingt der Unterschied in der Lebensweise gewisse Gegensätze, die sogar in den Mittelaugen der zweiten Reihe von *Epeira diademata* (**538** f) nebeneinander vorkommen. Die rechte Hälfte von **544** zeigt das Verhalten der Netzspinnen (zentrales trichterförmiges Tapetum, welches die Stäb-

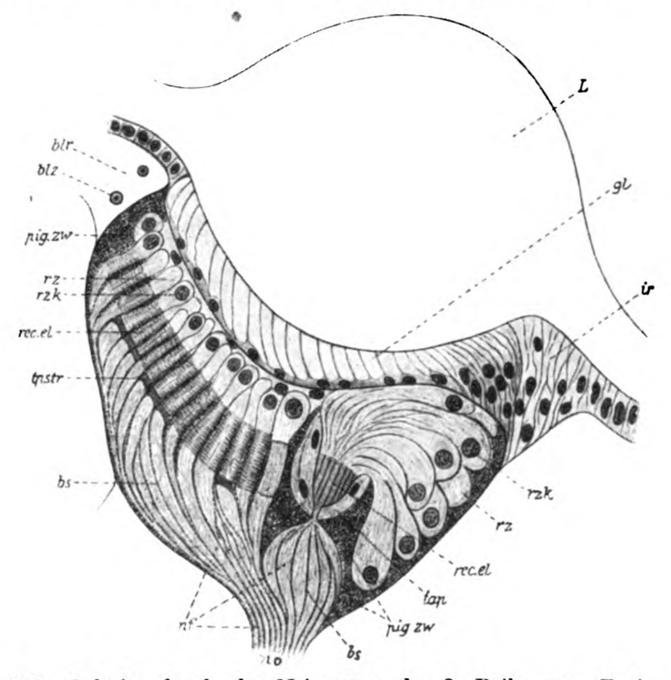


Fig. 544. Schnitt durch das Nebenauge der 2. Reihe von *Epeira diademata* nach Widmann. Der Schnitt verläuft so, daß er links die Stäbchenreihe in der Längsrichtung, rechts sie quer trifft. *blr* Blutraum, *blz* Blutzelle, *bs* basale Pigmentzellen zwischen den Nervenfasern (*nf*), *gl* Glaskörper, *ir* Iris, *L* Linse, *no* Opticus, *pig.zw* pigmentiertes Zwischengewebe, *rz* Retinazelle, *rzK* deren Kern, *rec.el* rezipierendes Element (Stäbchen), *tap* trichterförmiges Tapetum, *tpstr* rostförmiges Tapetum.

chen [*rec. el.*] umfaßt, während die Körper der Sehzellen sich nach außen umbiegen, denselben Bau zeigen die Seitenaugen von *Epeira*), die linke Hälfte das Verhalten der Laufspinnen (das Tapetum bildet eine von Spalten durchsetzte rostförmige Platte, die Sehzellen sind radiär angeordnet). In beiden Fällen ziehen die Nervenfasern von hinten an das Nebenauge heran, treten durch das Tapetum hindurch und verbinden sich mit der Sehzelle etwas vor dem Stäbchen, also wie in **541** a. Die benachbarten Stiftchensäume der Stäbchen legen sich zu einem Rhabdom zusammen. Dazu kommt ein Unterschied, welcher in jener Abbildung **544** weniger deutlich ist; bei den Netzspinnen

schieben sich die Glaskörperzellen von der Seite her zwischen Linse und Retina ein, während sie bei den Laufspinnen radiär gestellt sind. In beiden Abteilungen werden die Sehzellen umgeben von einem syncytialen pigmenthaltigen Zwischengewebe (*pig. zw.*), welches sich auch zwischen sie einschiebt. Die Nebenaugen der Salticiden sind, wie die Hauptaugen, sehr in die Länge gezogen, weil die Glaskörperzellen ungewöhnlich hoch sind, und es fehlt das Tapetum. Bei der mexikanischen Vogelspinne *Dugesiella hentzi* soll der Glaskörper fehlen, so daß die Sehzellen direkt an die Linse stoßen.

Die **Ontogenie der Spinnenaugen** ist noch nicht genügend aufgeklärt, um daraus ganz sichere Schlüsse bezüglich des Verhältnisses der Hauptaugen zu den Nebenaugen zu ziehen. Die Hauptaugen werden früher angelegt, was sich aus ihrer größeren Komplikation erklärt. Die Seitenaugen sollen nach Kishinouye und Hentschel ohne Inversion aus einer becherförmigen Einsenkung hervorgehen, was ich für sehr unwahrscheinlich halte, denn das Tapetum wie die abgewandte Stellung der Stäbchen sprechen für eine Inversion. Für die Hauptaugen ist eine taschenförmige Einsenkung der Epidermis nachgewiesen, welche sich unter die Glaskörperzellen schiebt (**529** *g*). Die vordere Zellschicht der Einsenkung liefert die Sehzellen, woraus sich die zuerst abgewandte Stellung der Stäbchen erklärt, während die hintere die Postretina und die Pigmentzellen hervorgehen läßt. Die Umwandlung in eine zugewandte Stellung läßt sich vergleichend anatomisch (**529** *h'*—*l'*) und teilweise auch ontogenetisch erbringen.

Sehvermögen der Spinnen. Es ist nichts Sicheres darüber bekannt, wie sich die Haupt- und Nebenaugen physiologisch unterscheiden. Durch ihre verschiedenen Sehachsen erweitern sie zweifellos das Gesichtsfeld. Vielleicht dienen die ersteren besonders zum Sehen im Hellen, die letzteren wegen des Tapetums im Dunkeln; bei den Salticiden ohne Tapetum würden dann Tagaugen vorliegen, womit übereinstimmt, daß sie überwiegend im Hellen tätig sind. Bei dieser Familie sind offenbar die Hauptaugen die leistungsfähigsten, bei den übrigen Spinnen können die Nebenaugen ihnen gleichkommen oder sie übertreffen. Je nach der Lebensweise ist das Sehvermögen der einzelnen Familien sehr verschieden ausgebildet, bei den Laufspinnen mehr als bei den Netzspinnen. Am höchsten scheinen die Attiden zu stehen, deren ♂ die ♀ bis auf 30 cm wahrnehmen können. Sie vermögen auch Entfernungen gut abzuschätzen, denn sie springen von einer Hand auf die andere bis auf 20 cm Abstand. Werden den ♂ die Augen übermalt, so beachten sie die ♀ nicht mehr. Die mexikanische Vogelspinne *Dugesiella hentzi* sieht so schlecht, daß sie ihre Beute und das ♀ nur durch Berührung wahrnimmt und in 1 cm Entfernung nicht mehr bemerkt. Sie unterscheidet aber hell und dunkel und hält sich am Tage in einem Erdloch verborgen, um in der Nacht neben ihm sitzend auf Beute zu lauern. Die *Lycosa nidicola* bemerkt hingegen diese Vogelspinne schon in 10—20 cm Abstand. Auch die Netzspinnen sehen sehr schlecht und finden die gefangenen Fliegen infolge der Bewegungen der Netzfäden. Sie stürzen sich daher auch auf ein Federstückchen, das künstlich in Bewegung versetzt wird.

Die Skorpione besitzen 6—12 Augen, nämlich ein paar Haupt- (Front- oder Mittel-)Augen in der Mitte des Cephalothorax und eine Anzahl Neben- oder Seitenaugen am äußeren Vorderrande desselben. Letztere sind zuweilen von zwei verschiedenen Größen. Die Tiere

leben hauptsächlich in dunkler Umgebung (Erdlöcher, unter Rinde), daher ihre sehr großen Linsen. Die Seitenaugen scheinen Nahaugen zu sein, welche den Freßakt überwachen, während die Hauptaugen zum Sehen in die Ferne dienen. Sie scheinen in dieser Hinsicht aber nicht viel zu leisten, denn *Euscorpius carpathicus* reagiert erst auf Gegenstände in 2—3 cm Entfernung.

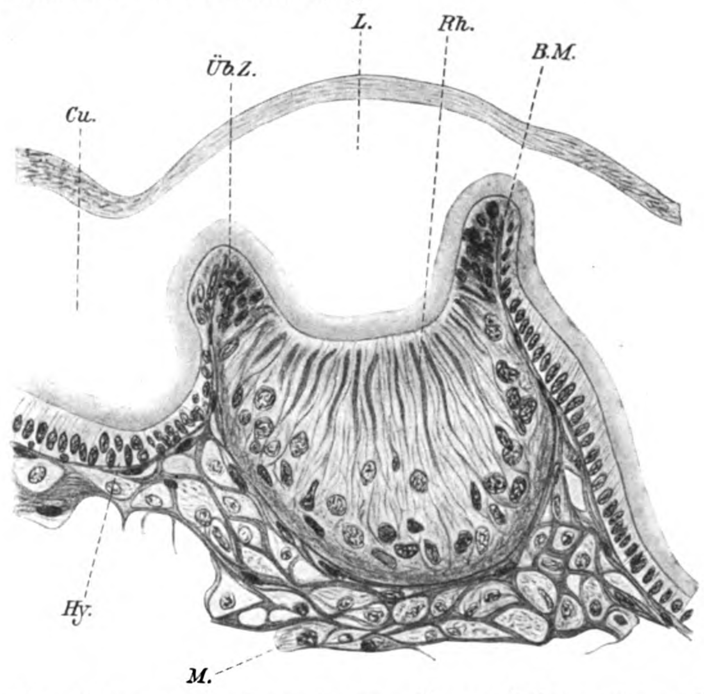


Fig. **545.** Seitenauge von *Euscorpius carpathicus* nach SCHEURING aus DEMOLL. *BM* Basalmembran, *L* Linse, *Mes* Mesoderm, *Rh* Rhabdom, *Üb.Z* Uebergangszelle zwischen Hypodermis und Retina.

Die ohne Inversion sich anlegenden **Seitenaugen** (**545**) weichen vom Typus des Arachnidenocellus (**529** c) durch das Fehlen einer Glaskörperschicht ab. Wo aber die Hypodermis in die Retina übergeht, liegen dicht gedrängte pigmentierte Zellen, welche vermutlich bei den Häutungen sich vor die Retina schieben und die neue Linse bilden, wie bei Myriopoden. Auch in der Ontogenie soll die Linse nicht von den Retinazellen, sondern von diesen Uebergangszellen (*Ueb.x*) ausgeschieden werden. DEMOLL sieht in dem Fehlen der Glaskörperschicht etwas Sekundäres. Besondere Pigmentzellen fehlen in der Retina. Die pigmenthaltigen Sehzellen liegen in einer Schicht nebeneinander, laufen proximal in eine Nervenfaser, distal in ein Stäbchen aus. Je 2—10 der letzteren vereinigen sich zu einem Rhabdom. Die distalen Enden der benachbarten Rhabdome



Fig. **546.** Sehzelle aus der Retina von *Scorpio roselli* nach SCHEURING (Mazerationspräparat).

können miteinander verschmelzen, wodurch vermutlich derselbe Reiz auf mehrere Zellen übertragen und stärker empfunden wird. Diese Erscheinung kommt in ähnlicher Weise auch bei Wassermilben und bei Salpen vor (**470**). Die Sehzellen enthalten glänzende Kugeln in wechselnder Zahl und Größe, wie sie auch in Bindegewebs- und Leberzellen der Skorpione vorkommen. Daher können sie nicht als Phaosphären angesehen werden. Das Pigment wandert im Licht nach außen vor das Rhabdom, im Dunkeln nach innen.

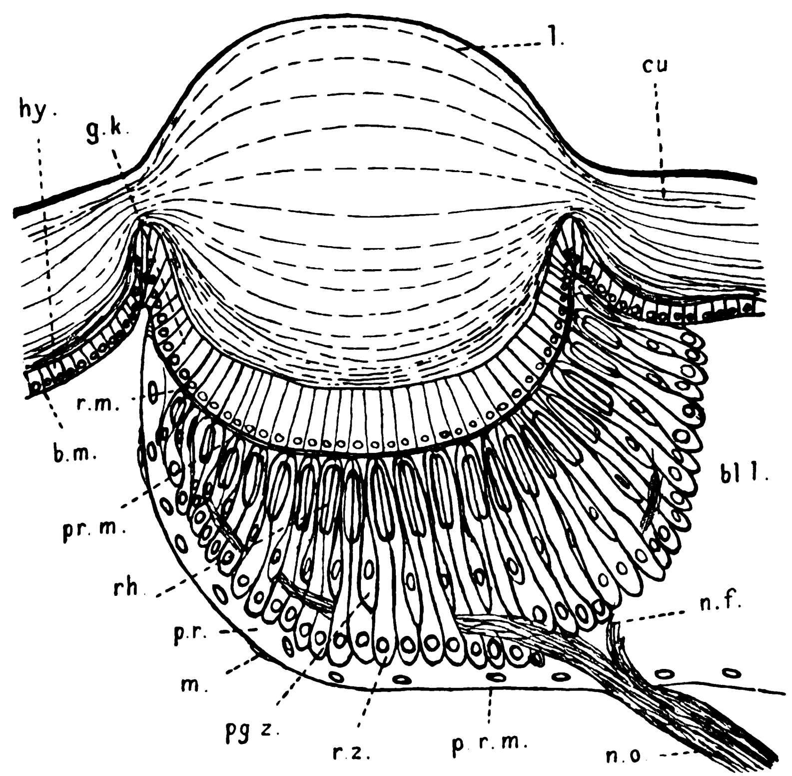


Fig. 547. Schema des Hauptauges von *Euscorpius carpathicus* nach SCHEURING. *bm* Basalmembran, *bl.l* Blutlakune, *cu* Cuticula, *hy* Hypodermis *g.k* Glaskörper, *l* Linse, *m* Mesoderm, *n.f* Nervenfasern, *n.o* Opticus, *pg.z* Pigmentzelle, *p.r.m.* postretinale Membran, *p.r* Postretina, *pr.m* präretinale Membran, *r.m* deren vordere Lamelle, *r.z* Retinazelle, *rh* Rhabdom.

Die beiden mit Inversion entstehenden **Hauptaugen** (**547**) sind sehr viel komplizierter gebaut und dadurch ausgezeichnet, daß die Körper der Sehzellen (**546**) distal nach hinten umgebogen sind und der Sehnerv mitten durch die Retina zieht. Die sehr große geschichtete Linse (*l*) geht hauptsächlich aus der innersten der 3 Chitinschichten der Haut hervor. Sie wird gebildet von großen hellen „Glaskörperzellen“ (*g.k*), welche dort, wo sie in die Epidermis übergehen, stark pigmentiert sind. Es folgt darauf gegen das Körperinnere eine aus zwei dünnen Lamellen mit Kernen zusammengesetzte „präretinale Membran“ (*pr.m*), die vermutlich dadurch entsteht, das mesodermale Zellen zwischen die Basalmembran der Glaskörperzellen und diejenige der Retinazellen ein-

wandern. Die letztere müßte dann erhalten bleiben, obwohl der Zellkörper gegen die Postretina zu verlagert wird. In der fast überall pigmentierten Retina lassen sich zwei Arten von Zellen unterscheiden: Sehzellen und Pigmentzellen, an die sich die Postretinazellen anschließen. Die Sehzellen legen sich zu je 5 zu einer Retinula mit fünfstrahligem Rhabdom zusammen. Jede Zelle (**546**) ist proximal etwas verbreitert und führt hier den Kern, dann verschmälert sie sich zu einem fibrillär differenzierten Strang, welcher die Nervenfasern abgibt, und biegt darauf kurz hinter der präretinalen Membran nach hinten um und verbreitert sich keulenförmig. Hier liegt an der Seite der Stiftchensaum, welcher mit den vier andern sich zu dem Rhabdom vereinigt. Nach dieser Auffassung hat also das Rhabdom eine abgewandte Lage, während HESSE die Umknickung nicht erwähnt. Phaosphärenartige Kugeln in wechselnder Zahl und Größe sind den Zellen meist eingelagert. Das Pigment der Sehzellen wandert bei starker Belichtung nach vorn vor das Rhabdom. Die Pigmentzellen (*pg.z*) liegen mit ihrem erweiterten kernhaltigen Abschnitt hinter den Rhabdomen, verschmälern sich dann zwischen den letzteren und schwellen vor ihnen wieder an. Das Pigment in ihnen wandert ebenfalls bei starker Belichtung nach vorn, im Dunkeln nach hinten. Die Postretina (*p.r*) ist so stark von Pigment durchsetzt, daß Zellgrenzen nicht sichtbar sind. Sie wird begleitet von einer aus mesodermalen (*m*) Zellen gebildeten dünnen Membran, welche der Opticus an vier Stellen durchbricht. Beide Mittelaugen liegen bei manchen Arten in derselben postretinalen Hülle, indem diese sich in der Mediane vereinigen. Ein Tapetum fehlt, doch dürfte die Postretina das Licht reflektieren.

Pedipalpen. Wie bei Skorpionen sind 2 mediane Hauptaugen und jederseits eine Gruppe von 3, zuweilen auch 5 Nebenaugen vorhanden (**548**). Die Hauptaugen haben große Aehnlichkeit mit denjenigen der Skorpione, jedoch sind Linse und Glaskörper von verschiedener Größe und ergänzen sich dabei. Während bei *Tarantula* diese Teile sich wie in **545** verhalten, finden wir bei *Telyphonus* (**549**) und *Typopeltis* eine vierte, weiche innerste Linsenschicht (*L'*), der sich ganz niedrige Glaskörperzellen anlagern. Endlich bei *Titanodamon* (**550**) springt die Cuticula zwar stark nach außen vor, bildet aber keine eigentliche Linse; dafür sind die Glaskörperzellen sehr hoch. Ein weiterer Unterschied zu den Skorpionen besteht darin, daß die Postretina kein Pigment enthält und von der Retina durch eine breite Blutlakune getrennt ist. In allen übrigen Verhältnissen gleichen diese Augen denen der Skorpione, so daß auf **545** verwiesen werden kann. Bei *Tarantula* ist das Rhabdom dreiteilig, zuweilen auch vier- bis fünfteilig; bei *Telyphonus* steigt die Zahl der Rhabdomere von 2 bis auf 8 oder sogar 10. Die abgewandte Lage des Rhabdoms wird aus den Verhältnissen bei Skorpionen gefolgert, ist aber noch nicht sicher beobachtet worden. Bei diesen Uebereinstimmungen ist es auffallend, daß die Seitenaugen der Pedipalpen (**551**) ganz anders, und zwar viel komplizierter als diejenigen der Skorpione gebaut sind (**545**). Sie sind


Fig. 548. Schema der Augenstellung einer Pedipalpe, *Tarantula margine-maculata*, nach SCHEURING.

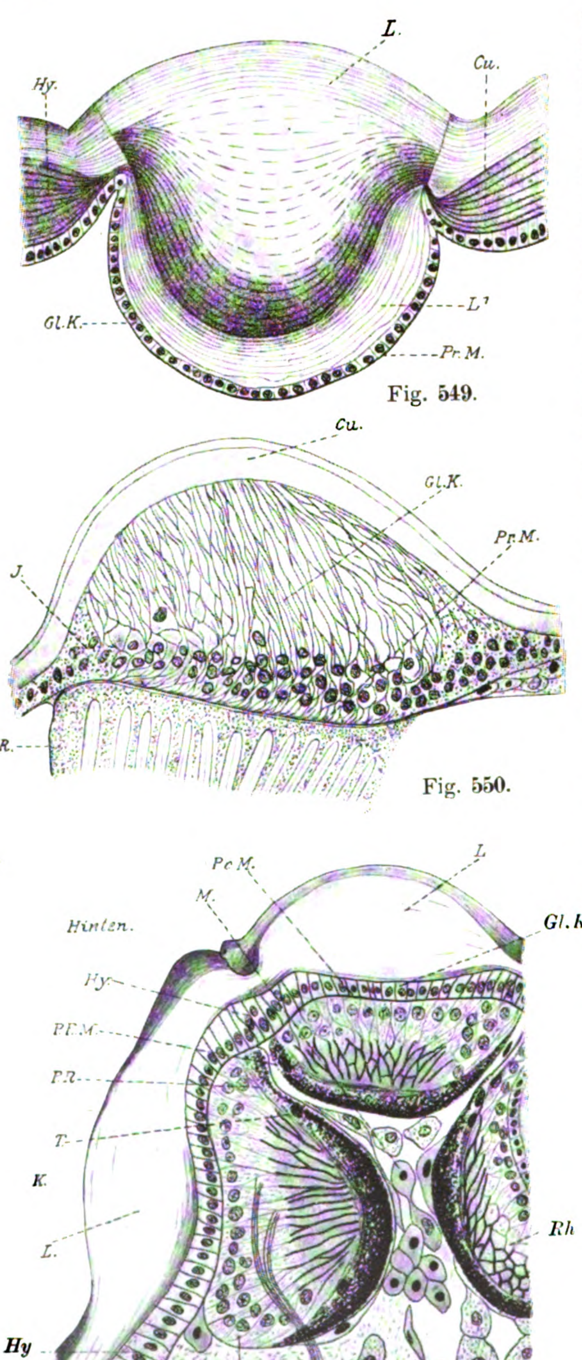


Fig. 549.

Fig. 550.

Fig. 551.

nämlich abgewandt, besitzen eine niedrige Glaskörperschicht und hinter den Sehzellen ein dickes, faseriges Tapetum, welches den Seitenaugen im auffallenden Lichte einen starken Glanz verleiht; darauf folgt eine sehr dicht pigmentierte einschichtige Zellage, welche vermutlich einer postretinalen mesodermalen Membran entspricht. Die letztere und auch die Glaskörperzellen bilden eine Basalmembran. Die Retinazellen sind hoch und ihre Kerne liegen gleich hinter denen der Glaskörperzellen. Hinter dieser Kernzone der Retina verläuft der Sehnerv (*N*) zwischen den Zellen, deren hohe Stäbchen eine protoplasmatische Achse und einen peripheren Stiftchensaum führen. Die Stäbchen liegen eng nebeneinander, vereinigen sich aber nicht gruppenweise zu Rhabdomen. Die Sehfelder der Seitenaugen fallen in die der Frontaugen; vermutlich dienen daher diese zum genauen Erkennen der Beute, jene

Fig. 549. Schnitt durch Linse und Glaskörper eines Frontalauges der Pedipalpe *Telyphonus caudatus* $^{200}/_1$. Fig. **550.** Ebensolcher Schnitt durch das Frontalauge der Pedipalpe *Titanodamon medius-johnstoni.* $^{200}/_1$. Fig. **551.** Längsschnitt durch drei Seitenaugen der Pedipalpe *Typopeltis stympsoni.* $^{200}/_1$. Nach SCHEURING. *Cu* Cuticula, *I* Iris, *P.R.M* Postretinale Membran, *T* Tapetum. Uebrige Bezeichnungen wie in **540, 543.**

zur allgemeinen Orientierung im Dunkeln. Von der Vorderseite des Gehirns verlaufen zwei mittlere Nerven zu den Frontaugen und jederseits ein seitlicher zur Gruppe der Seitenaugen.

Bei den **Pseudoscorpioniden** fehlen die Augen entweder ganz (*Chernes, Chiridium*) oder sind mehr oder weniger rückgebildet. *Roncus* und *Chelifer* haben 2, *Chthonius* und *Obisium* 4 Augen. Bei letzterer Gattung sind sie verhältnismäßig gut ausgebildet (**552**). Auf die flache, kaum als Linse ausgebildete Chitinschicht folgt eine niedrige Glaskörperschicht, dann eine aus ca. 20 sehr großen pigmenthaltigen ab-

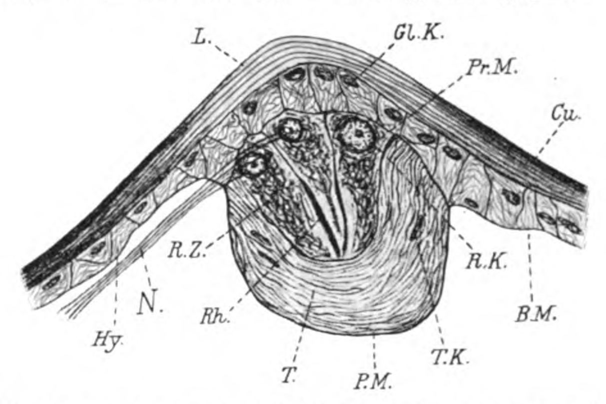


Fig. 552. Nahezu medianer Schnitt durch das Auge des Pseudoscorpions *Obisium* nach SCHEURING, *RZ* Retinazelle, *R.K* deren Kern. Sonst wie **540, 543.**

gewandten Sehzellen gebildete Retina. Die distalen Flächen dieser Zellen tragen Stiftchensäume und werden umgriffen von einem sehr dicken fibrillären Tapetum, welches das Licht stark reflektiert. Eine kernlose präretinale Membran liegt zwischen Glaskörper und Retina und eine ähnliche postretinale begrenzt das Tapetum gegen das Körpergewebe. Der Opticus verläuft unter der Hypodermis. *Chelifer cancroides* hat noch weiter rückgebildete Augen ohne Tapetum und ohne Rhabdome. Die Linse ist flach gewölbt. Bei *Ch. cermanicus* deuten nur noch zwei helle Chitinflecke die Stelle früherer Augen an.

s) Die Augen von Limulus und den Pantopoden.

Wir schließen hier die Besprechung der Augen von zwei Familien an, welche früher zu den Krebsen gerechnet wurden, jetzt aber als marine Spinnentiere angesehen werden (vgl. den Stammbaum S. 539). Die Xiphosuren (*Limulus*) leiten sich wahrscheinlich, ebenso wie die Gigantostraca, von den Vorfahren der Skorpione ab. Sie besitzen zwei Linsenaugen auf einem Höcker in der Mitte und etwas hinter dem Vorderrande des Kopfbrustschildes (I, **433,** S. 411 *o*) und jederseits weiter nach hinten ein großes bohnenförmiges Fazettenauge (*oc*). Vermutlich dient letzteres wie bei den Insekten zum Sehen in der Ferne, ersteres zum Sehen in der Nähe. Dazu kommen noch mehrere unter der Haut liegende, äußerlich nicht hervortretende rudimentäre Sehorgane. Bei den Larven liegen die Linsenaugen etwas näher dem Vorderrande des Cephalothorax, was auch für die Eurypteriden (Gigantostraken) gilt.

Das Fazettenauge (553) läßt schon äußerlich eine Fazettierung erkennen, weil die Chitincuticula kegelförmige Zapfen bildet, welche als Linse dienen. Die Epidermis bleibt überall erhalten, und in sie

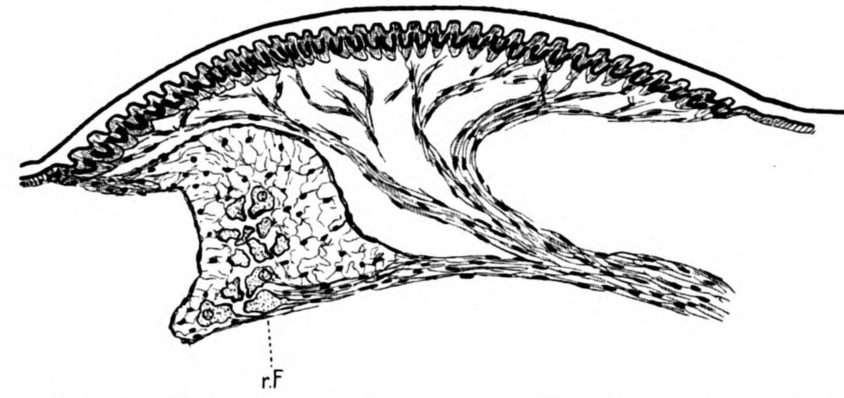


Fig. 553. Schnitt durch das Fazettenauge von *Limulus* mit dem rudimentären Teil (*r.F*) darunter. Nach DEMOLL.

eingesenkt liegen unter den Zapfen Gruppen von 10—15 Sehzellen (554), welche ein Omma bilden. Die distalen Enden der Epithelzellen legen sich wie ein Glaskörper über jede Retinula hinüber. Die Sehzellen liegen wie die Stücke einer Apfelsine radiär um einen zentralen Kanal (555) und tragen an der inneren hellen Kante Stiftchensäume, welche sich zu einem Rhabdom zusammenlegen. Weiter nach außen sind sie

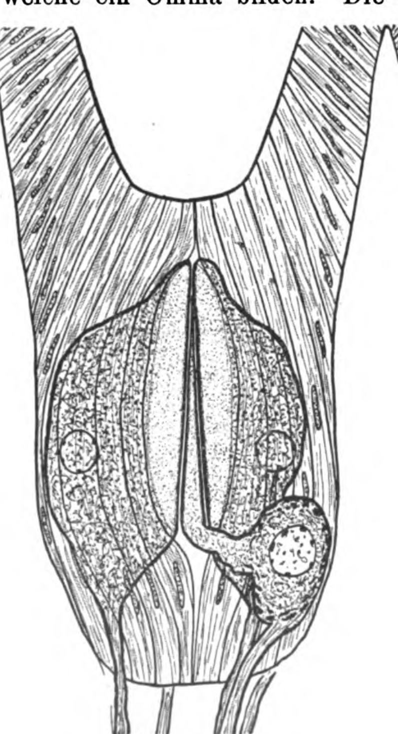


Fig. 554.

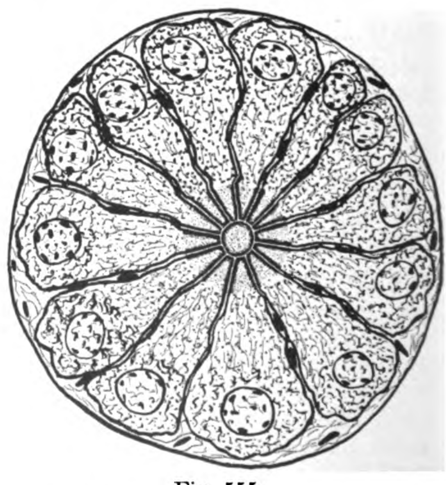


Fig. 555.

Fig. 554. Längsschnitt durch ein Omma des Fazettenauges von *Limulus* nach DEMOLL. Die Chitincuticula ist fortgelassen.
Fig. 555. Querschnitt durch ein Omma von *Limulus* nach DEMOLL.

dicht pigmentiert. Der Querschnitt läßt Kerne zwischen den Sehzellen erkennen, ein Zeichen, daß sich die Epithelzellen überall zwischen sie schieben. Die Nervenfasern entspringen am proximalen Ende der Sehzellen. In dem zentralen Kanal verläuft ein langes pfriemenförmiges Rhabdom, welches zu einer besonderen nichtpigmentierten Sehzelle gehört. Unter jedem Omma findet sich ein r u d i m e n t ä r e s A u g e (**553** *r.F*), welches durch einen Zellstrang mit der Epidermis zusammenhängt. Es besteht aus einem Haufen regellos gruppierter Sehzellen mit Stiftchensaum an dem einen und einer Nervenfaser am gegenüberliegenden Ende. Um sie herum liegen zahlreiche „Füllzellen", deren braunes Pigment das Licht reflektiert.

An dem **Linsenauge** (**556**) fällt die große, von der Chitincuticula fast abgeschnürte Linse, eine Glaskörperschicht und eine dicke Retina auf. Dazu kommen zwei Zellplatten, welche sich von der Epidermis neben der Linse in die Tiefe senken und von denen die eine sich zwischen Glaskörper und die Retina, die andere als äußere Hülle um das ganze

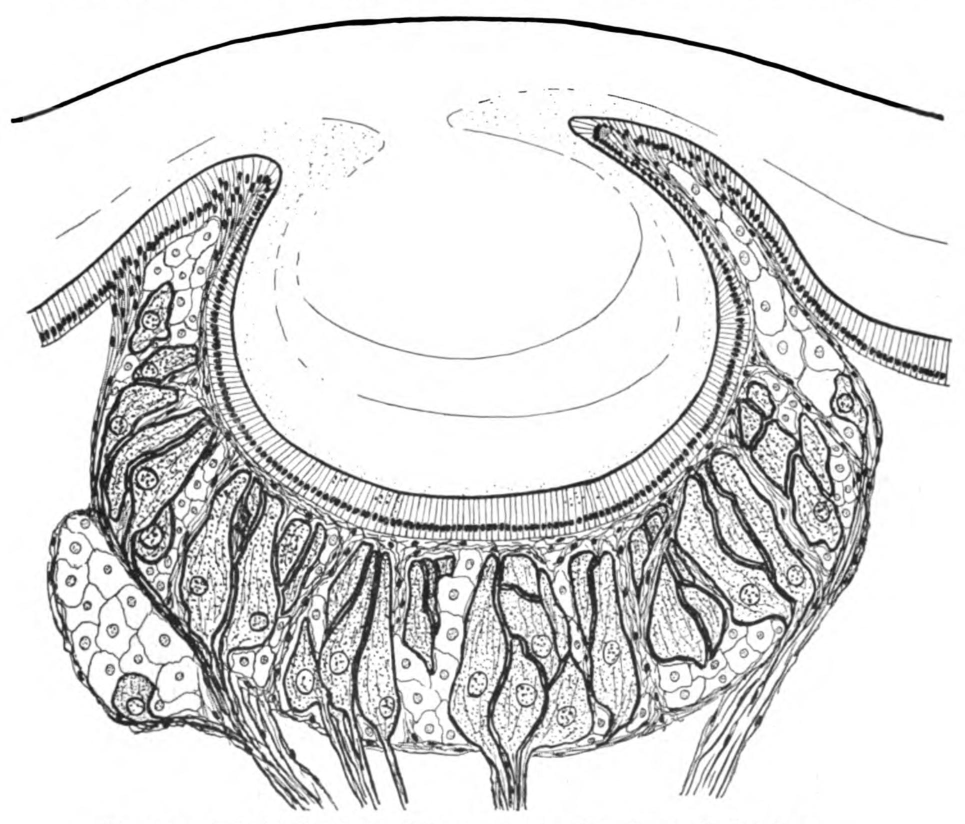


Fig. 556. Schnitt durch ein Linsenauge von *Limulus* nach DEMOLL.

Auge ausbreitet. Beide stehen durch Zellstränge im Zusammenhang und zerlegen die Retina dadurch in eine Anzahl verschieden großer Bezirke (Retinulae), deren jede aus einigen regellos gruppierten Sehzellen besteht. Diese gleichen denjenigen der Fazettenaugen, und dasselbe gilt von den Füllzellen, welche die Retinulae umgeben und nament-

lich am oberen peripheren Rande des Auges zahlreich vorhanden sind. Einige Haufen von Füllzellen mit eingestreuten Sehzellen bilden rudimentäre Augen unter dem Linsenauge. Die Uebereinstimmung in den Sehzellen und Füllzellen zwingt zu der Annahme, daß beide Augensorten phylogenetisch zusammenhängen. Es war wohl bei den Stammformen jederseits am Kopf, wie bei den Myriopoden, ein Haufen einfacher Ocellen vorhanden, von denen einer medianwärts wanderte und zum Linsenauge wurde, während die übrigen weiter nach hinten rückten und zum Fazettenauge verschmolzen. Von dem dritten Ganglion des Fazettenaugennerven geht ein Zweig ab, welcher auf der Unterseite des Cephalothorax vor dem Munde eine helle Hautstelle versorgt, die ebenfalls den Eindruck eines rudimentären Auges wegen der Zellen mit Stiftchensäumen macht. Vermutlich stammt es phylogenetisch ebenfalls von den ursprünglich vorn vorhandenen Ocellen ab. In I S. 423 (**433**, *ol*) haben wir dieses Gebilde im Anschluß an PATTEN als Geruchsorgan gedeutet; die histologische Untersuchung durch VERSLUYS und DEMOLL spricht aber mehr für ein rudimentäres Auge.

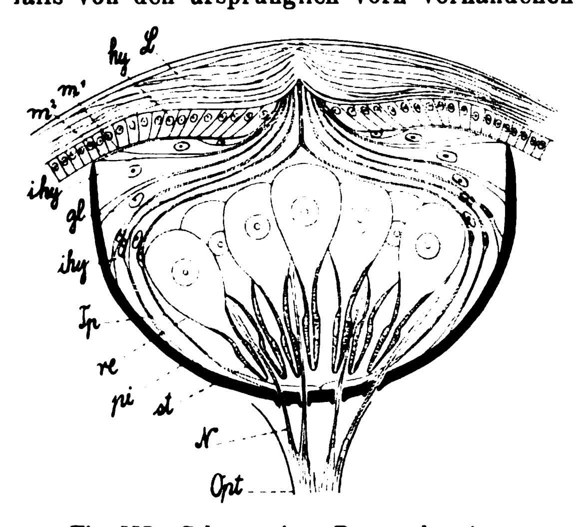


Fig. 557. Schema eines Pantopodenseitenauges nach WIRÉN. *hy* Hypodermis, *ihy* innere Hypodermis, *gl* Glaskörperzellen, *Li* Linse, *m'*, *m²* präretinale Membran, *N* Nervenfasern, *Opt* Opticus, *re* Retina, *st* Stäbchen, *Tp* Tapetum.

Die Pantopoden besitzen 4 Augen am oberen Ende eines kegelförmigen Höckers auf der Dorsalseite des Rumpfsegments. Sie stehen alle 4 ungefähr in derselben Ebene, oder die 2 vorderen häufig etwas größeren „Seitenaugen" stehen etwas tiefer als die hinteren „Gipfelaugen". Die Seitenaugen (**557**) haben eine flache Linse, auf deren Innenfläche eine dorsoventrale Rinne verläuft. Die gewöhnlichen Hypodermiszellen werden unterhalb derselben ersetzt durch sehr lange „innere Hypodermiszellen", welche die vom Licht abgewandten Retinazellen wie die Häute einer Zwiebel umgreifen. Der zentrale Teil derselben kann als Glaskörper bezeichnet werden, während der nach außen von den Sehzellen gelegene Teil Tapetum genannt wird, obwohl nicht erwiesen ist, daß er das Licht reflektiert. Die abgewandte Stellung der Stäbchen macht aber diese Funktion wahrscheinlich. Eine einschichtige Lage von Pigmentzellen, welche größtenteils zu einem Syncytium verschmolzen sind, hüllt das ganze Auge ein, wird aber durchbrochen von den Nervenfasern, welche in die großen Sehzellen etwas vor den Stäbchen eintreten. Bei den Gipfelaugen fehlt die Linse, und die Rinne ist durch eine Grube angedeutet. Sie sind stark rückgebildet, denn ihre Hauptmasse besteht aus parenchymartigen Sehzellen ohne Stäbchen und mit degenerierten Nervenfasern. Die Pigmentschicht enthält wenig Farbstoff.

Die Angaben über die Ontogenie der Augen sind noch widerspruchsvoll. Es macht den Eindruck, als ob die Zellen der inneren Hypodermis durch Auswachsen in die Tiefe von den zentralen Zellen der äußeren Hypodermis hervorgegangen sind und dabei die früher vom Ectoderm gebildeten Sehzellen umgriffen haben. Die Pigmentschicht ist vermutlich mesodermalen Ursprungs. Vergleicht man das Auge mit den Fig. **544**, **552** und besonders mit **551** (Seitenauge der Pedipalpen), so zeigt es sicherlich einen arachnoidalen Typus in der abgewandten Stellung der Stäbchen, in dem Ursprung der Nervenfaser und in dem Tapetum, aber mancherlei Unterschiede machen eine direkte Homologisierung mit den Seitenaugen der Pedipalpen unwahrscheinlich.

t) Die einfachen Augen der Insekten

(Punktaugen, Ocellen, Stemmata) sind erstaunlich mannigfaltig, obwohl ihnen nur wenige histologische Elemente zugrunde liegen. Sie erhalten sich unverändert während des ganzen Lebens bei den Läusen und Flöhen, treten ausschließlich im Larvenstadium auf bei holometabolen Insekten (gewissen Käfern, Schmetterlingen), nie bei Hemimetabolen, kommen nur den Imagines zu bei den Diptera und Hymenoptera (exkl. Blattwespen) und finden sich in verschiedener Form bei Larven und Imagines der Blattwespen, Neuropteren, Kleinschmetterlingen, Noctuiden, Spinnern und Zygänen. Nach ihrer Lage kann man unterscheiden Seitenocellen an den Seiten des Kopfes, dem dann immer die Fazettenaugen fehlen, und Scheitelocellen (Stirnaugen) zwischen den zusammengesetzten Augen. Die Seitenocellen finden sich, wenn wir ab-



Fig. 558. Kopf der Raupen: A von *Sphinx euphorbiae*, B von *Mamestra brassicae* mit den Seitenocellen. Nach REDIKORZEW.

sehen von Läusen und Flöhen, bei Raupen und anderen holometabolen Larven, und treten in mehrfacher Zahl zu einem Kreise (6 bei *Dytiscus*-Larven) oder zu einer Kurve (Schmetterlingsraupen, **558**) angeordnet auf. Nur die Blattwespenraupen haben jederseits nur ein seitliches Punktauge. Da nun bei den holometabolen Larven mit wenigen Ausnahmen (*Corethra*) immer die Fazettenaugen fehlen, und die seitlichen Augen einiger Arten durch gehäufte Anordnung, das Vorkommen von Kristallkörpern und von Retinulae an die Ommen erinnern, so ist, wie weiter unten ausgeführt werden soll, anzunehmen, daß das Fazettenauge der Insekten aus der Verschmelzung seitlicher Larvenpunktaugen hervorgegangen ist, ebenso wie wir dies bei *Scutigera* unter den Myriopoden feststellten und auch für *Limulus* und die Krebse annehmen mußten.

Die Scheitelaugen sind charakteristisch für die Imagines und einige hemimetabole Larven. Sie bilden meist ein Dreieck mit nach vorn gerichteter Spitze zwischen den Fazettenaugen (**559**); bei den Libellen liegen sie fast in gerader Linie, weil die Fazettenaugen weit auseinanderstehen. Von den 3 Scheitelaugen sieht das mittlere nach vorn, die beiden anderen nach den Seiten. Infolge Fortfalls des mittleren Ocellus besitzen *Blatta*, *Gryllotalpa,* die Hemiptera, Homoptera, Termiten und Schmetterlinge nur 2 Scheitelaugen, durch eine Verdoppelung desselben manche Cocciden 4. Bei den Dermestiden, manchen Ameisenweibchen und Arbeitern und der Tagfaltergattung *Lerema* ist nur das mittlere Punktauge vorhanden. Die Scheitelaugen werden vom Gehirn innerviert (I **424**, S. 434). Merkwürdigerweise erhält das Mittelauge bei Hymenopteren, Libellen und Cicaden einen doppelten Nerven und wird bei ersteren auch paarig angelegt, was dafür spricht, daß es durch Verschmelzung entstanden ist. Die Vierzahl der Cocciden wäre danach primitiv. Ontogenetisch entstehen die Ocellen, wie die zugewandten Spinnenaugen, durch Delamination aus der einschichtigen

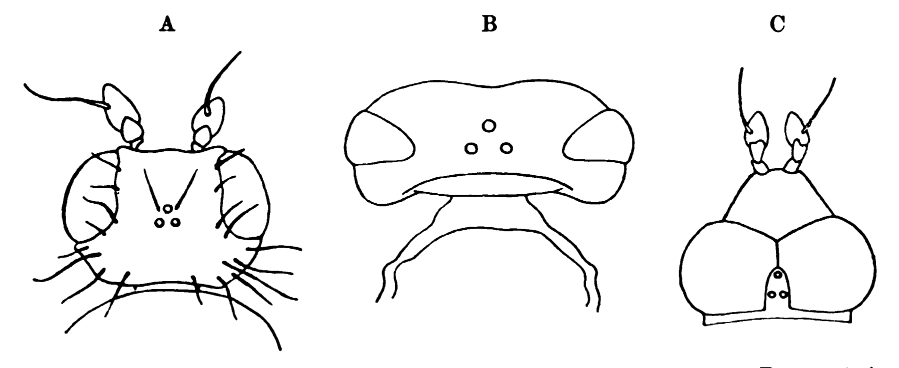


Fig. 559. Scheitelaugen von oben gesehen, **A** von *Leria serrata,* **B** von *Apis mellifica,* Puppe, **C** von *Syrphus baleatus* ♂. Nach Redikorzew.

Hypodermis, indem diese zweischichtig wird und sich in Glaskörper- und Sehzellen spaltet. Die ersteren sind anfänglich lang und verkürzen sich später, indem sie eine Lamelle der Linse nach der anderen ausscheiden. Eine Ausnahme machen nur die primitivsten Ocellen (*Dytiscus*-Larve, **572**), welche dauernd auf der Stufe einer Hypodermiseinstülpung stehen bleiben.

Das Vorkommen der Scheitelaugen ist oft bei nahen Verwandten verschieden, was darauf hinweist, daß sie in enger Beziehung zur Lebensweise stehen. Durch experimentelle Analyse ist ihre Bedeutung noch nicht ermittelt worden. Sie finden sich z. B. unter den megalopteren Netzflüglern in den Gattungen *Osmylus*, *Raphidia, Panorpa,* während sie bei *Myrmeleon, Chrysopa* und anderen fehlen. Während die Orthopteren meist 3 Ocellen haben, sind sie bei den in dunklen Spalten lebenden Ohrwürmern und bei manchen nächtlichen und trägen Stabheuschrecken nicht vorhanden. Es ist sehr auffallend, daß die Ocellen besonders solchen ausgewachsenen Insekten zukommen, welche sich durch Fliegen oder Springen rasch fortbewegen können (viele Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren [außer den Tagschmetterlingen u. a.], die meisten Trichopteren, alle Libellen, die springenden Heu-

schrecken, Poduren, Flöhe, die schnell laufende *Machilis*). Sie müssen also zu dieser Fähigkeit in irgendeiner Beziehung stehen, wie sich auch aus dem Vergleich solcher Insekten ergibt, die in beiden Geschlechtern in verschiedenem Grade beweglich sind:

ungeflügelt, ohne Ocellen: *Blastophaga* ♂; *Mutilla, Phyllium* ♀; Ameisenarbeiter; Blattläuse; *Xenos rossii* ♀;

geflügelt mit Ocellen: *Blastophaga* ♀; *Mutilla, Phyllium* ♂; Ameisen ♂, ♀; Blattläuse; *Xenos rossii* ♂.

Ferner haben bei *Mantis* die zwar geflügelten, aber wenig beweglichen ♀ keine Punktaugen, während die lebhaften ♂ sie besitzen. Unter den Heuschrecken haben *Nemobius* ♂ und *Thamnotrizon* ♂, ♀ nur noch Flügelstummel, können aber sehr gut springen und besitzen daher auch Ocellen. Bei den Ameisen haben die ♂ 3 gut ausgebildete Stirnaugen, bei den ♀, welche nach dem Hochzeitsfluge die Flügel abwerfen, sind sie geringer entwickelt, während sie den Arbeitern fehlen oder nur noch in rudimentärem Zustande vorhanden sind. Viele Ponerinen, Dolichoderinen und Dorylinen haben flügellose ♀ ohne Ocellen oder nur noch mit Rudimenten der Flügel, da nur die ♂ sich zum Hochzeitsfluge in die Luft erheben und die ♀ aufsuchen. Die Abhängigkeit der Stirnaugen vom Flugvermögen wird sehr schön illustriert durch die einzigen bekannten flügellosen männlichen Ameisen (*Anergates atratulus* und *Formicoxenus nitidulus*) mit ihren sehr kleinen Ocellen. Sehr interessant ist die amerikanische Myrmicine *Leptothorax emersoni*, da bei ihr 11 verschiedene weibliche Tiere vorkommen, welche eine vollkommene Uebergangsreihe (**560**) von der geflügelten Königin bis zur ungeflügelten Arbeiterin bilden.

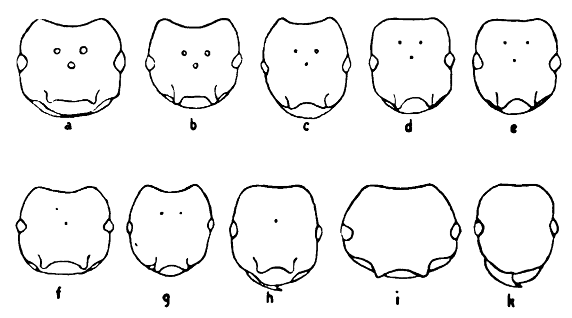


Fig. **560**. Köpfe der Ameise *Leptothorax emersoni* WHEELER. **a** normales geflügeltes ♀, **b** normales ungeflügeltes ♀, **c**—**h** Zwischenformen, **i** große, **k** kleine Arbeiterform. Nach HOLLIDAY.

Es fragt sich nun, in welcher Weise die Punktaugen die rasche Fortbewegung unterstützen. Ihr Vorteil besteht in ihrer Lichtstärke, ihr Nachteil in der geringen Zahl der perzipierenden Elemente, welche nicht Bilder mit vielen Details aufnehmen können. Es ist daher ausgeschlossen, daß sie Beutetiere, Hindernisse u. dgl. in der Ferne genau erkennen. Dazu werden die viel größeren und komplizierteren Fazettenaugen eher befähigt sein. Versuche an Hymenopteren und anderen Insekten, welche freilich nicht ohne Widerspruch geblieben sind, haben dementsprechend ergeben, daß nach Verdeckung der Fazettenaugen die Tiere fast blind werden, während die Ausschaltung der Punktaugen das Benehmen kaum verändert. Die Fazettenaugen sind daher die wichtigeren Sehorgane. DEMOLL vermutet, daß beide Augen zur Ab-

schätzung der Entfernungen dienen, indem der Bildpunkt *J* (**561**) in den beiden Augen bestimmte Rezeptoren (*P*, *A*) reizen wird, an deren Stelle andere treten, wenn sich der Punkt nach *K* oder *L* verschiebt. Dieser Gedanke ist nicht beweisend, denn jeder Tagfalter vermag auch ohne Ocellen die Entfernung einer Blüte abzuschätzen, auf die er sich niederlassen will. Aber diese Tiere bewegen sich verhältnismäßig langsam an einen Gegenstand heran. Nähert sich ein Insekt sehr rasch einem Objekt, so muß sich das Bild desselben so schnell auf immer mehr Ommen verschieben, daß nur ein verschwommener Eindruck entstehen kann. Hier setzt nun, sobald das Insekt dicht an den Gegenstand herangekommen ist, die Fixation desselben durch das lichtstarke Punktauge ein und ermöglicht eine sichere Verwertung der Beine. Es genügt dabei ein ungefähres Erkennen einer kleinen Stelle, wie wir beim Beschreiten einer dunklen Treppe immer nur einige Stufen mit der

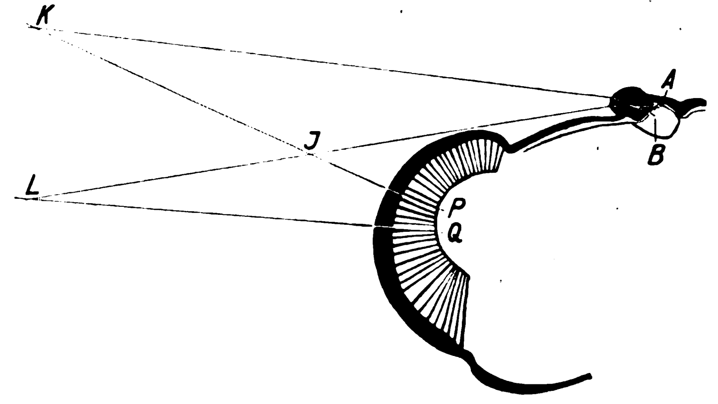


Fig. **561**. Schematischer Querschnitt durch den Kopf von *Panorpa communis*, um das Zusammenarbeiten von Fazetten- und Punktauge zu zeigen. Nach DEMOLL-SCHEURING.

Taschenlampe beleuchten. Die Ocellen sind, kurz gesagt, l i c h t - s t a r k e, d e t a i l a r m e N a h a u g e n. Die Ocellen sind so verschiedenartig gebaut, daß sie wohl nicht immer die gleiche Aufgabe erfüllen werden. Aus ihrer Lage dicht über den Mundwerkzeugen bei Raupen geht hervor, daß sie zum Sehen in der Nähe bei der Nahrungsaufnahme dienen. Bei Flöhen leiten sie vielleicht nur zu dunklen Verstecken. Ferner sind einige Wespen und Bienen mit nächtlicher Lebensweise bekannt, welche besonders große Ocellen besitzen, denen sie wohl als Dämmerungsaugen dienen. Nach HESS sollen die Ocellen der Libellen zu wenig leisten ($= {}^1/_{1000}$ des menschlichen Auges), um als Nahaugen in Betracht zu kommen; sie sollen nur Hell und Dunkel wahrnehmen. Aber das vermögen die Fazettenaugen auch. Zum Ergreifen der Beute genügt das Erkennen der Umrisse.

Bau der Ocellen. Die Seitenaugen der holometabolen Larven und die Stirnaugen der Imagines lassen sich morphologisch nicht scharf voneinander trennen, und wir behandeln sie deshalb zusammen, obwohl sie physiologisch sicherlich differieren werden. Aus den drei Elementen der Chitincuticula, der Corneagen- oder Glaskörperzellen und der Sehzellen hat die Natur eine erstaunliche Mannigfaltigkeit geschaffen, so daß es ganz unmöglich ist, sie unter dem Bilde einer geradlinigen

phyletischen Reihe anzuordnen. Wenn wir trotzdem mit den einfachen Punktaugen beginnen und in mehreren Reihen allmählich zu komplizierteren fortschreiten, so soll damit nur ganz allgemein angedeutet werden, wie sich der Aufstieg vollzogen haben mag. Wir unterscheiden dabei 4 Gruppen, von denen die erste vielleicht die Wurzel der zweiten und dritten war: I. sehr einfache Augen ohne Glaskörper, II. Ocellen mit Tapetum, III. Ocellen ohne Tapetum, IV. Ocellen mit besonderen Anpassungen. Die Stiftchensäume von 2 oder mehr Sehzellen legen sich zu einem Rhabdom zusammen; nur bei der *Myrmeleon*-Larve (**574**) hat jede Sehzelle ihr eigenes Stäbchen. Die Rhabdome liegen meist am distalen Ende der Sehzellen, zuweilen (**568**) auch am proximalen und dann hinter den Kernen.

I. Gruppe: sehr einfache Augen ohne Linse und Corneagenzellen, welche noch nicht nach dem Typus der Insektenocellen gebaut sind. Bei den Larven von *Chironomus*- und *Ceratopogon*-Mücken kommt ein äußerst einfacher Ocellus vor, ein Pigmentbecher mit einigen wenigen abgewandten Sehzellen, wie wir ihn bei Planarien (**394**) kennen gelernt haben. Die Aehnlichkeit mit dem

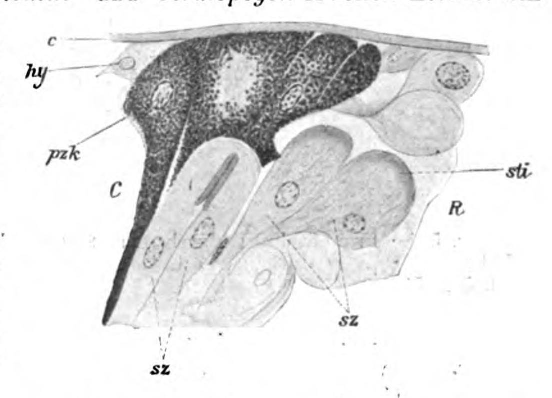


Fig. 562. **Medianschnitt durch das Stirnauge der Poduride** *Orchesella rufescens*, **nach** Hesse. $^{750}/_{1}$. *C* caudal, *R* rostral, *c* Cuticula, *hy* Hypodermis, *pzk* Kern der Pigmentzelle, *sz* Sehzelle, *sti* Stiftchen.

Medianauge der Entomostracen (**478**, **487**) ist wohl nur zufällig. Es kommen zwei Augenflecke dieser Art jederseits am Kopfe vor. Die Poduride *Orchesella* (**562**) trägt auf der Mitte der Stirn einen epider-

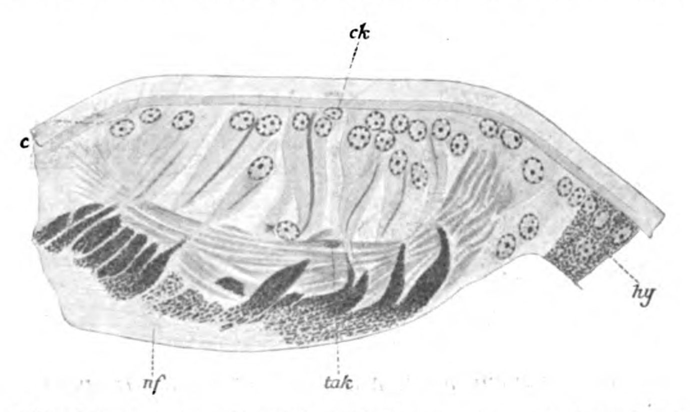


Fig. **563**. Stirnauge von *Machilis* nach Hesse. $^{500}/_{1}$. *ck* Kern der Corneagenzelle, *nf* Nervenfaser, *tak* Tapetumkern. Sonst wie **562**.

malen schwarzen Fleck, der eine Anzahl Sehzellen überlagert und den Lichtzutritt von oben, von hinten und von der Seite absperrt. Die

2 caudalen Zellen legen sich zu einem Rhabdom zusammen, während die rostralen mit einem breiten Stiftchensaum abschließen. Ein Richtungssehen nach vorn wird man diesem einfachen Auge zuschreiben dürfen.

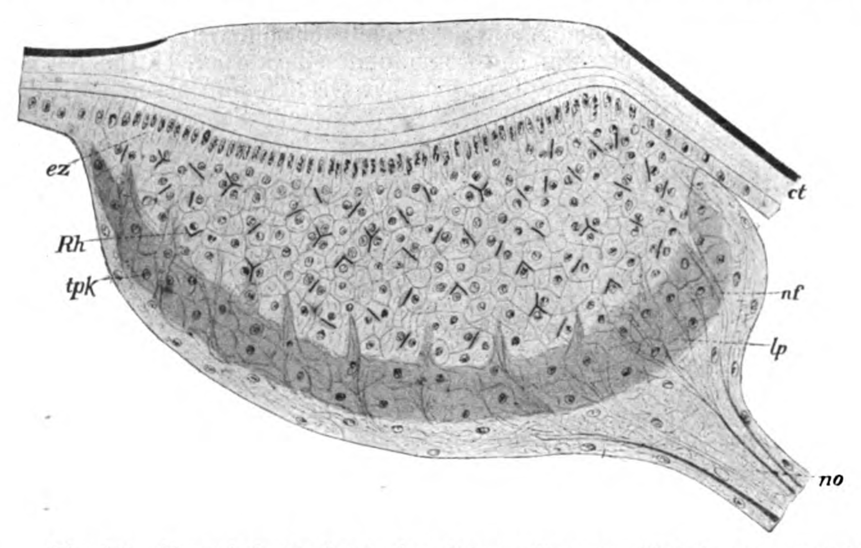


Fig. 564. Frontalschnitt durch den Seitenocellus von *Periplaneta orientalis* nach LINK. $^{135}/_1$. *ct* Cuticula, *cz* Corneagenzelle, *Rh* Rhabdom, *tp* Tapetum. Sonst wie in 562, 563.

II. Gruppe: Ocellen mit Tapetum. Bei den 3 Scheitelaugen von *Machilis* (563) ist die Sonderung der Corneagenzellen von den Sehzellen sehr unvollkommen. Darin spricht sich ein ursprünglicher Zustand

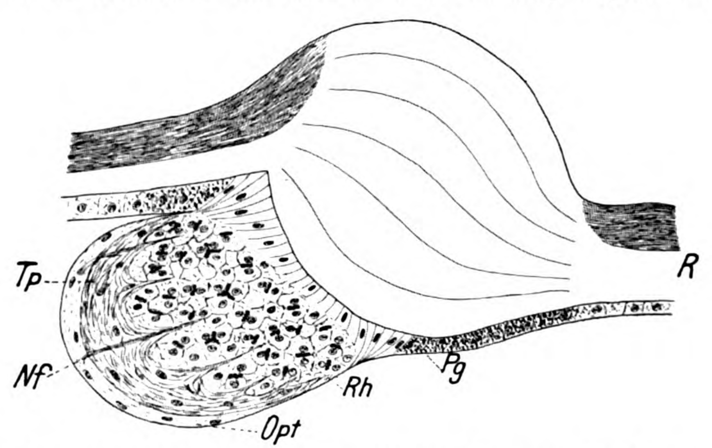


Fig. 565. Sagittalschnitt durch den Seitenocellus von *Gryllotalpa vulgaris* nach LINK. $^{30}/_1$. *Opt* Opticus, *R* rostral, andere Bezeichnungen wie früher.

aus, welcher auch bei Flöhen, Wanzen und Pflanzenläusen beobachtet wird. Die Sehzellen bilden divergierende Gruppen von 4 Zellen mit einem gemeinsamen Rhabdom und distalen Kernen; proximalwärts

verschmälern sie sich und durchsetzen ein faseriges Tapetum, um dann mit einer stark pigmenthaltigen Anschwellung in die Nervenfaser überzugehen. Dem Tapetum sind graugrünliche Körner eingelagert, welche auffallendes Licht reflektieren. Eine Linse ist noch nicht ausgebildet. Wir schließen hieran die Stirnaugen der Orthopteren, weil sie wie *Machilis* ein Tapetum besitzen und ihre Rhabdome meist „polyaxon" sind, d. h. nach den verschiedensten Richtungen divergieren. Eine Linse kann fehlen (*Orphania*) oder sie ist eben angedeutet (*Periplaneta*, **564**; *Locusta viridissima*) oder stark ausgebildet (*Gryllotalpa*, **565**;

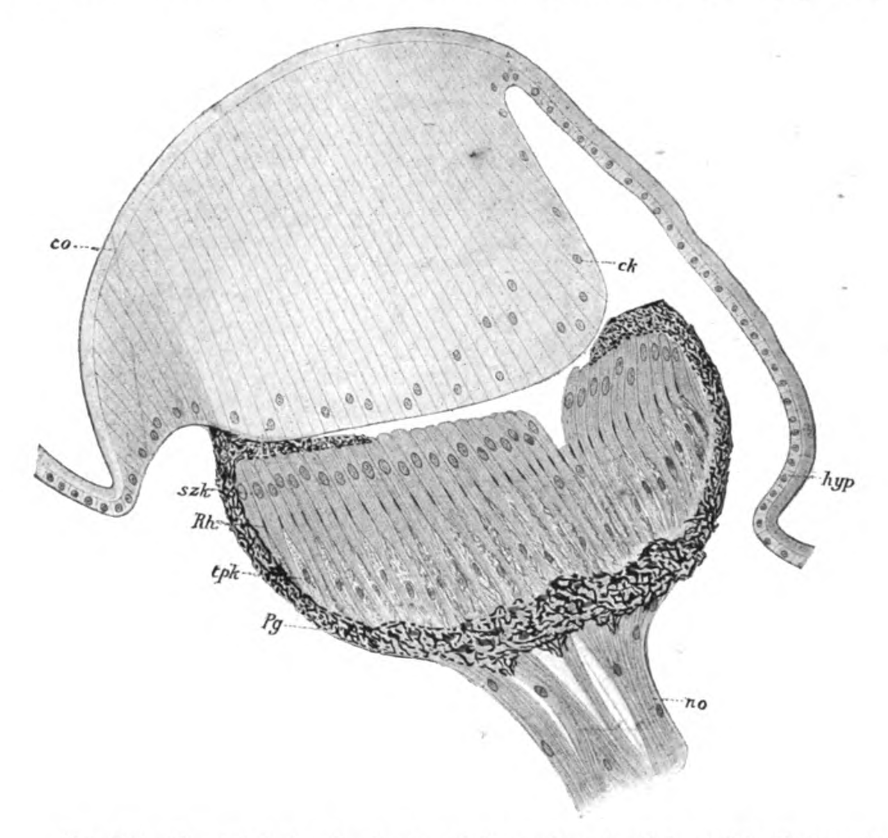


Fig. 566. Frontalschnitt durch einen Seitenocellus der Ephemeride *Heptagenia venosa* nach LINK. $^{180}/_{1}$. *co* Cornea, *skz* Kern der Sehzelle, *tpk* Kern des Tapetums. Sonst wie früher.

Mantis). Bei den Acridiern wölbt sich die Cuticula, ohne sich zu verdicken, nach außen vor und bildet zusammen mit den sehr hohen Corneagenzellen den lichtbrechenden Apparat (ähnlich wie in **566**). Der Lichtschutz wird entweder durch eine dunkle Cuticula (**564**) oder durch eine pigmentierte Oberhaut oder durch beides (**565**) bewirkt. Die Corneagenzellen sind gut ausgebildet, nur bei *Blatta germanica* so dünn, daß sie leicht übersehen werden. Die Sehzellen bilden einen regellosen Haufen, und je 2—4 derselben erzeugen polyaxone Rhabdome; nur bei den Acridiern stehen die 4—8teiligen Rhabdome annähernd

parallel. Die Nervenfasern durchsetzen bündelweise das faserige, mit reflektierenden hellen Körnchen gefüllte Tapetum.

Ich lasse hier noch zwei Stirnaugen mit Tapetum (**566** von der Eintagsfliege *Heptagenia* und **567** von der Libelle *Agrion*) folgen, um zu zeigen, bis zu welcher Höhe derartige Sehorgane ansteigen können. Im ersteren fallen die sehr hohen Corneagenzellen auf, welche zusammen mit der dünnen Cornea (*co*) die Linse ausmachen. Dieser Zustand tritt in der Ontogenie des Stirnauges nicht selten auf, so beim Netzflügler *Neuronia,* beim Ordensband *Catocala* und bei der Biene. Die hohen Zellen werden hier beim Aufbau der Linse verbraucht, so daß im fertigen Auge

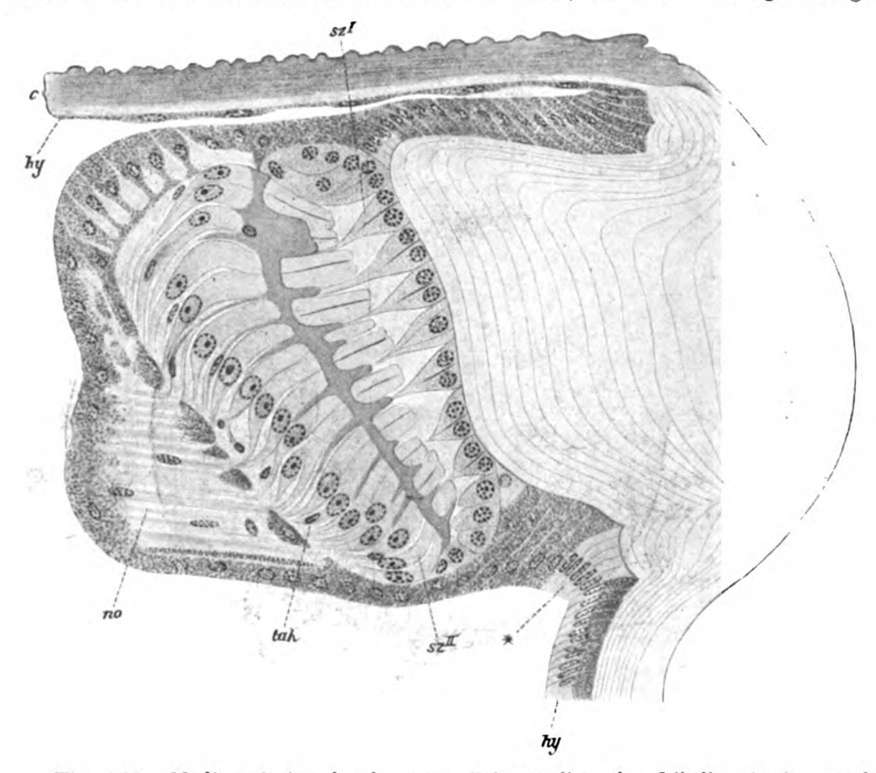


Fig. **567.** Medianschnitt durch einen Seitenocellus der Libelle *Agrion* nach Hesse. $^{530}/_{1}$. *c* Cuticula, *hy* Hypodermis, sz^{I}, sz^{II} distale und proximale Sehzellen, *tak* Kern einer Tapetumzelle, *no* Sehnerv. Die sehr niedrigen Corneagenzellen sind irrtümlich fortgelassen worden. * pigmentfreie Stelle der Hypodermis.

diese Zellen niedrig sind. Bei *Agrion* verzehren sie sich während der Ausscheidung der riesigen Linse so vollständig, daß nur spärliche Kernreste übrig bleiben, die in **567** nicht mit eingetragen sind. Diese beiden Augen stimmen darin überein, daß sich aus der Epidermiswucherung, welche das Auge erzeugt, eine periphere Schicht absondert, die dicht mit Pigment erfüllt ist und die hellen Sehzellen umhüllt. Die Sehzellen von *Ephemera* machen zunächst den Eindruck, als ob sie invertiert wären, denn ihre Kerne liegen distal von den Rhabdomen. Die Stiftchensäume sitzen hier an den einander zugekehrten Seitenflächen in der Mitte der Sehzellen, welche sich basal verschmälern und

die in Nervenfasern übergehen. So entstehen zwischen ihnen Spalten für die Tapetumzellen, welche ebenfalls epidermalen Ursprungs sind. Die Retina der Libellen ist zweischichtig, so daß man distale kleinere

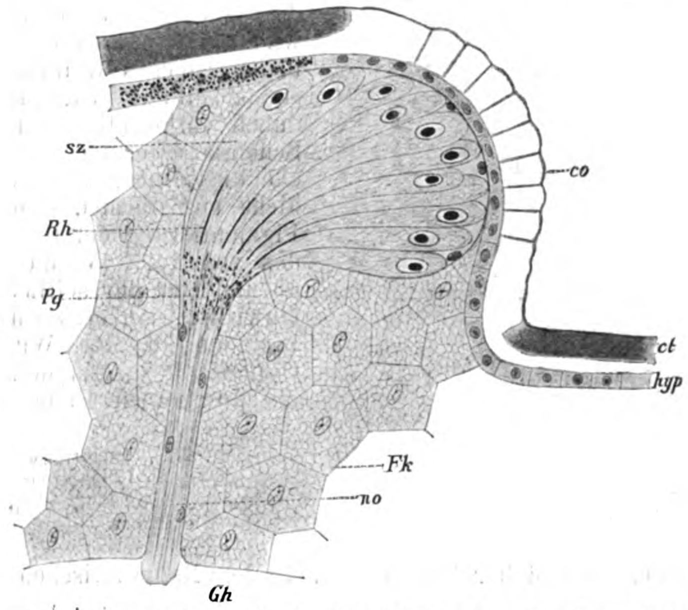


Fig. 568. Frontalschnitt durch den Seitenocellus des Neuropters *Osmylus chrysops*. $^{335}/_{1}$ Nach LINK. *Fk* Fettkörper, *Gh* Gehirn. Sonst wie früher.

(sz^{I})Sehzellen und proximale größere (sz^{II}) unterscheiden kann. Sie bilden Gruppen von je 3 Zellen, so daß auch das Rhabdom dreiteilig ist, und gehen basal in die Nervenfasern über. Die sz^{II} zerfallen in einen schmäleren distalen Teil mit dem Rhabdom und in einen breiteren

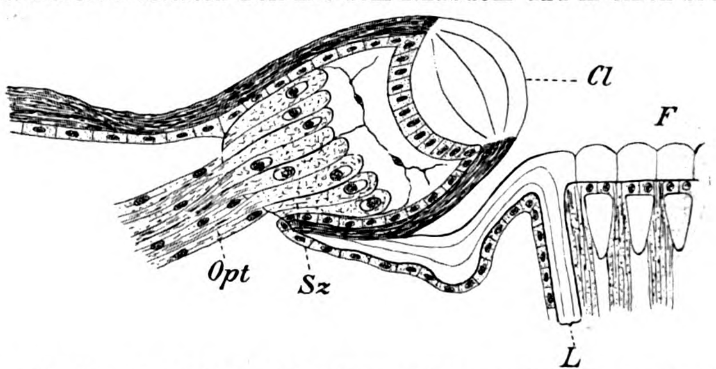


Fig. 569. Frontalschnitt durch den Seitenocellus von *Mamestra persicariae* nach LINK. *Cl* Corneallinse, *F* Fazettenauge, *L* Chitinleiste. Sonst wie früher.

proximalen mit dem Kern. Zwischen beiden Abschnitten schiebt sich das auf der Abbildung grau erscheinende Tapetum ein, welches kleine Kristalle enthält und sich nach vorn und hinten in Stränge auszieht.

Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß die sz^{I} zum Fernsehen, die sz^{II} zum Nahsehen dienen.

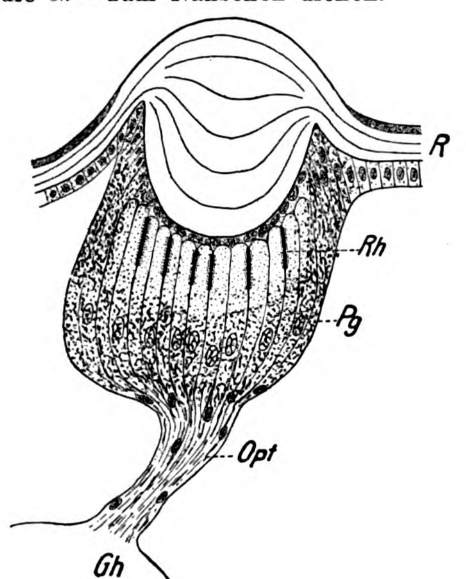


Fig. 570. Sagittalschnitt durch einen medianen Ocellus von *Perla abdominalis* nach LINK. $^{180}/_{1}$. Bezeichnungen wie früher.

III. Gruppe: Ocellen ohne Tapetum. Ein sehr einfaches Auge dieser Art ohne Linse finden wir bei dem Neuropter *Osmylus* (**568**), welches freilich die Besonderheit aufweist, daß die nach außen vorgewölbte Cornea eine Scheinfazettierung besitzt, welcher die Corneagen- und Sehzellen nicht entsprechen. Die dunkle Pigmentierung der Cuticula hält das von vorn kommende Licht ab und läßt nur seitliches Licht einwirken. Außerdem findet sich Pigment an der Wurzel des Opticus. Die Rhabdome sitzen am proximalen Ende der Sehzellen, deren Kerne daher distal liegen. In dem Raum zwischen den Seh- und Corneagenzellen liegen einige bindegewebige Kerne, wie dies bei Netzflüglern, Phryganiden und Schmetterlingen (**569**) allgemein beobachtet wird. Bei der Garteneule (**569**) finden wir eine große Linse.

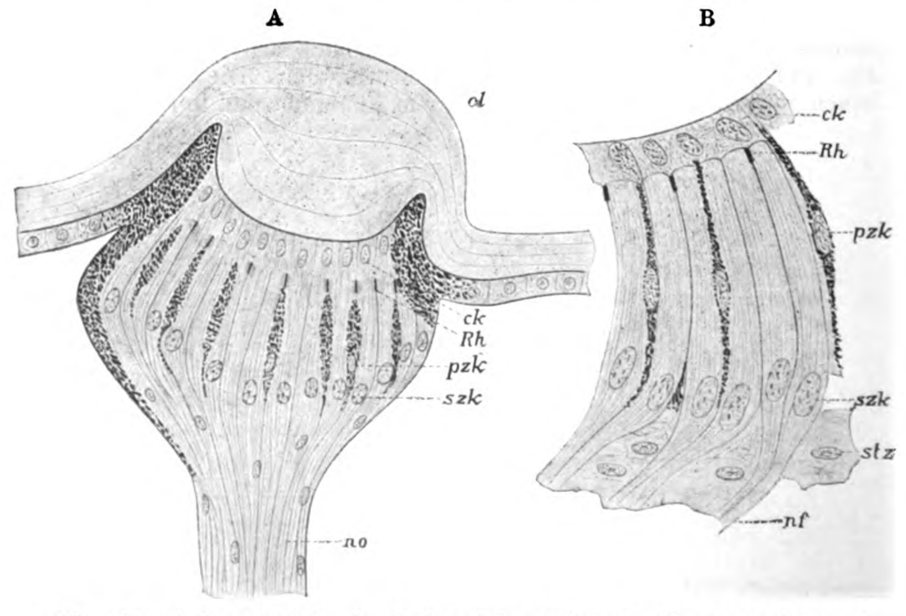


Fig. 571. **A** Frontalschnitt durch einen Seitenocellus von *Cicada concinna* nach LINK. $^{335}/_{1}$. **B** Retina etwas vergrößert. *stz* Stützzelle. Bezeichnungen wie früher.

Die Sehzellen sind pigmentfrei, denn der Lichtschutz wird von der Cuticula übernommen. Die Rhabdome sind sehr schwach entwickelt. Das Auge von *Perla* (**570**) ist ganz ähnlich gebaut, jedoch ist die Linse noch größer, und alle peripheren Teile des Epithelbechers sind von Pigment erfüllt. Die Rhabdome sind zweiteilig. Bei der Cicade (**571**) haben sich die Pigmentzellen von den Sehzellen gesondert und liegen zwischen ihnen. Während in der geschilderten Reihe der Ocellen von *Osmylus, Mamestra, Perla, Cicada* die Zahl der Sehzellen und damit die Leistungsfähigkeit des einzelnen Punktauges zunimmt, läßt sich eine zweite Reihe aufstellen, welche durch die Abnahme der Zahl der Sehzellen und das Auftreten eines Kristallkörpers zu den Ommen der Fazettenaugen überleitet und hierdurch besonders interessant ist. Wir können hierbei ausgehen von den 6 Punktaugen, welche jederseits am

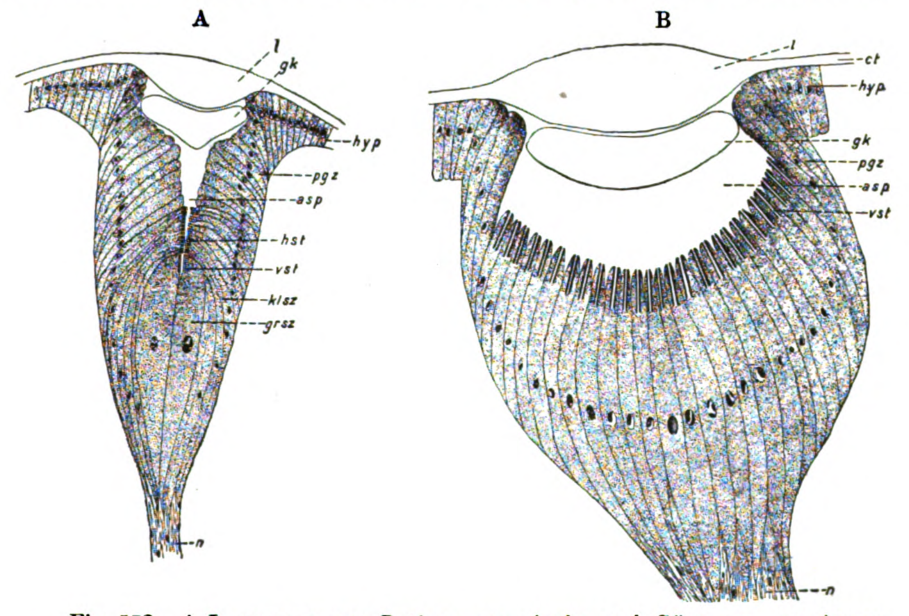


Fig. 572. A Larvenauge von *Dytiscus marginalis* nach GÜNTHER. *asp* Augenspalte, *ct* Cuticula, *gk* Glaskörper, *grsz* große Sehzellen, *klsz* kleine Sehzellen, *hst, vst* horizontale, vertikale Stäbchen, *l* Linse, *n* Nerv, *pgz* Pigmentzellen. In Schnitt **B**, welcher senkrecht zu **A** steht, sind nur die vertikalen Stäbchen getroffen.

Kopf der *Dytiscus*-Larve sitzen (**572**): das Auge hat noch den Charakter einer Hypodermiseinstülpung, in der die Glaskörper-, Pigment- und Sehzellen direkt aneinander schließen. Alle diese Zellen sind pigmenthaltig. Die Glaskörperzellen scheiden in dem zwischen ihnen liegenden Spalt eine gallertige Sekretmasse (*gk*) aus, was an die Füllsubstanz in den Augen der Würmer und Mollusken erinnert, aber sonst bei Tracheaten nicht beobachtet wird. Die perzipierenden Elemente zerfallen in eine distale Gruppe mit horizontalen Stäbchen und in eine proximale mit vertikalen. In dem Ocellus der *Myrmeleon*-Larve (**573**) zeigt sich der Fortschritt darin, daß die Corneagenzellen, der Kristallkörper, dessen Zellen noch nicht nachgewiesen sind, und die Sehzellen in drei Schichten aufeinanderfolgen. Die letzteren sind insofern noch primitiver als diejenigen von *Dytiscus*, als sie sich nicht in eine distale und

eine proximale Gruppe sondern. Endlich bei den Ocellen der Raupen, Phryganeen und *Sialis*-Larven wird die Aehnlichkeit mit einem Omma noch größer, indem eine geringe, aber gesetzmäßige Zahl von Seh-

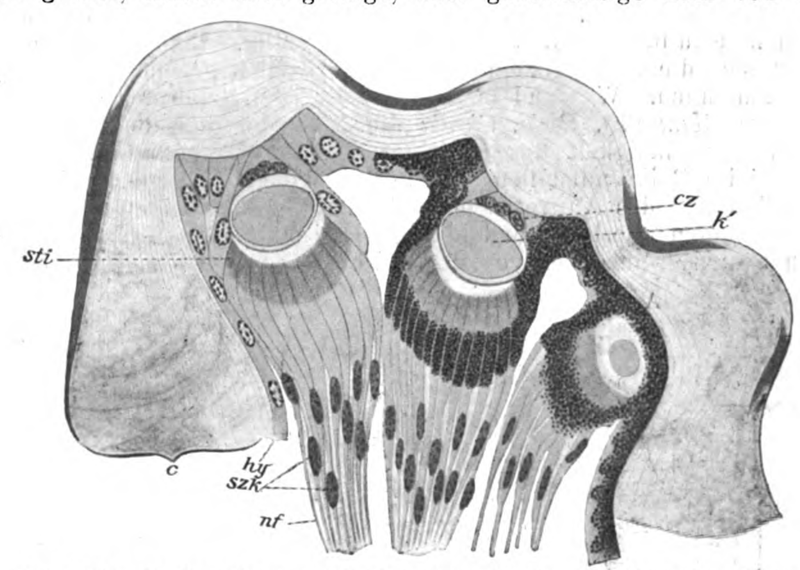


Fig. 573. Medianschnitt durch den Augenhöcker der *Myrmeleon*-Larve mit 3 Augen, von denen das rechte nur seitlich getroffen ist. Linke Hälfte ohne Pigment gezeichnet. $^{510}/_{1}$. Nach HESSE. Bezeichnungen wie früher.

zellen sich zu einer zweischichtigen Retinula hinter dem Kristallkörper anordnet. Bei den Raupen (**558, 574**) ist die Linse sehr groß, dreiteilig, und wird dementsprechend von drei Corneagenzellen ausgeschieden, die aber so sehr proximalwärts verlängert sind, daß sie die zentralen Sehzellen mit einem dichten Pigmentmantel umhüllen und daher auch wohl Umhüllungszellen (*U'*) genannt werden. Sie enthalten in ihrem distalen, an die Linse anstoßenden Abschnitt meist kein Pigment, obwohl eine Verschiebung desselben vorzukommen scheint. Zwischen sie und die Sehzellen schieben sich drei kleine Zellen ein, welche einen dreiteiligen Kristallkörper (*k*) bilden und wohl als in die Tiefe ge-

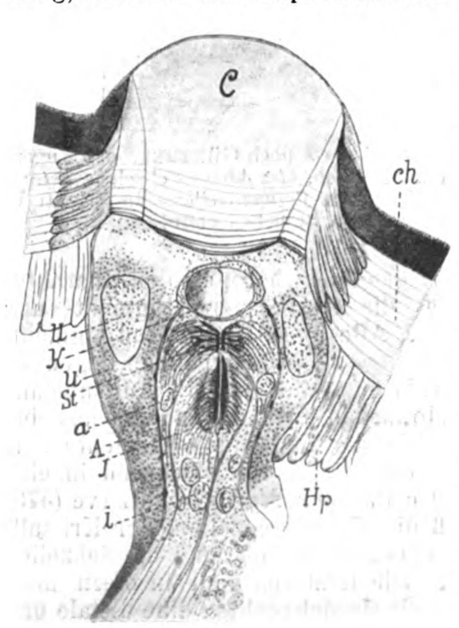


Fig. 574. Längsschnitt durch ein Punktauge der Raupe von *Gastropacha rubi* nach PANKRATH, verbessert nach den Angaben von HESSE. *C* Cornea, *ch* Chitin, *K* Kristallkörper, *U'* Umhüllungs(Mantel)zelle, *U* ihr Kern, *A* äußere, *J* innere Retinulazelle, *a*, *i* deren Kerne, *Hp* Hypodermis, *St* Stäbchen.

wanderte Corneagenzellen anzusehen sind. Es sind 7 pigmenthaltige Sehzellen vorhanden, 3 äußere distale (*A*) und 4 innere proximale (*J*), welche eine keulenförmige Gruppe, eine echte Retinula bilden. Die Stiftchensäume der Zellen erscheinen als dunkle axiale Linien, von denen zahlreiche Neurofibrillen auslaufen. Zwischen Sehzellen und Umhüllungszellen liegen kleine Kerne unbekannter Bedeutung und

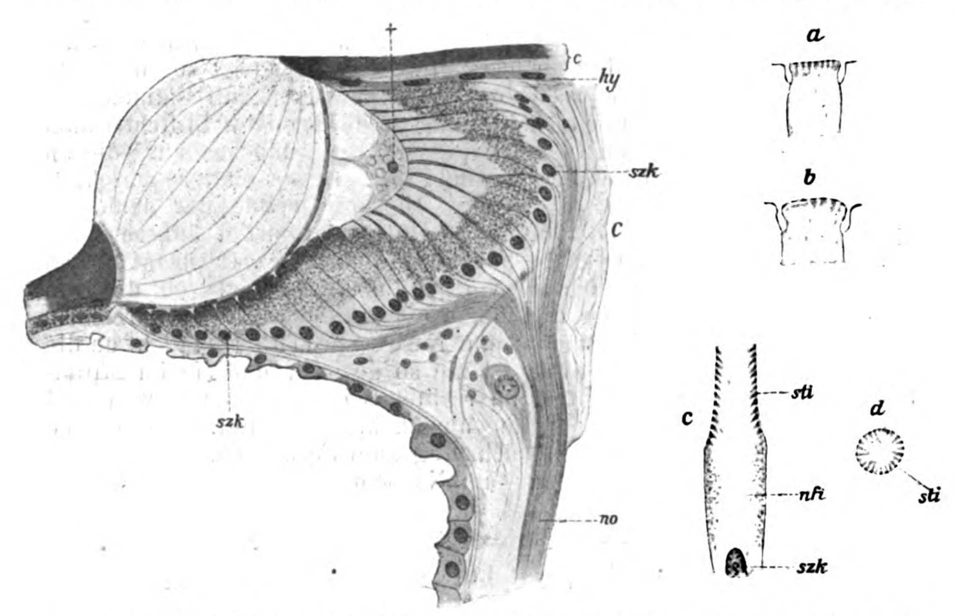


Fig. 575. Medianschnitt durch das mittlere Stirnauge von der Schwebfliege *Helophilus*, nach HESSE. $^{315}/_1$. a, b Stiftchensäume der rostralen, c, d der caudalen Retinazone. $^{900}/_1$. *nfi* Nervenfibrillen. Uebrige Bezeichnungen wie früher. + Gerinsel mit Zellresten.

Herkunft. Denkt man sich zahlreiche derartige Ocellen dicht zusammengedrängt, so würde ein Fazettenauge vorliegen. Während bei den Raupen (558) die Ocellen noch nicht dicht zusammengerückt sind, finden wir bei den Phryganeenlarven jederseits 6 Punktaugen zu einem Komplexauge verschmolzen. Sie sind denjenigen der Raupen sehr ähnlich, aber etwas einfacher, und nur eins von ihnen besitzt eine Linse. Bei der *Myrmeleon*-Larve (573) sind 7 Ocellen jederseits sehr nahe zusammengerückt, und auch hier besitzt jeder einen besonderen Kristallkörper. Desgleichen finden wir bei der Strepsiptere *Xenos rossii* ♂ jederseits 50 Punktaugen ohne Kristallkörper zu einem „ocellären Komplexauge“ verwachsen. Es kann daher nicht zweifelhaft sein,

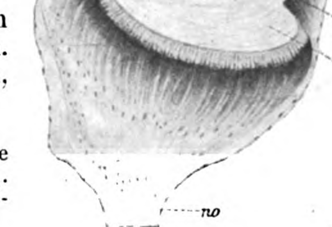


Fig. 576. Längsschnitt durch das mittlere Stirnauge von *Vespa crabro*, nach HESSE. $^{95}/_1$. *cl* Hinterer Teil der Corneallinse, *nr* Nebenretina. Sonst wie früher.

daß die Fazettenaugen der Insekten in dieser Weise entstanden sind, also jedes Omma einem Ocellus homolog ist, wie dies schon von JOH. MÜLLER 1823 behauptet wurde.

IV. Gruppe: Ocellen mit besonderen Anpassungen. Hier seien zwei Ocellen beschrieben, deren Retinae Besonderheiten aufweisen. Bei der Schwebfliegengattung *Helophilus* (**575**) besteht die Retina aus einer rostralen Portion, welche bis an die dünne Schicht der Corneagenzellen heranreicht, und aus einer caudalen, welche sich becherförmig einsenkt, wodurch ein mit Gerinnsel erfüllter Raum (+) vor den Sehzellen gebildet wird. Die rostralen Zellen sind ganz mit Pigment erfüllt und tragen am distalen Ende einen knopfförmigen Stiftchensaum (*a, b*); die caudalen laufen in lange pigmentfreie Stäbchen aus, die an der Peripherie mit Stiftchen besetzt sind (*c, d*). Dieser letztere Abschnitt dient wohl zum Sehen in der Nähe. In den Ocellen der aculeaten Hymenopteren (**576**) zerfällt die Linse in einen harten äußeren und einen weichen inneren (*cl*) Abschnitt. Die niedrigen Corneagenzellen treten in der Abbildung nicht hervor. Es sieht aus, als ob die von 2–4 Zellen abgeschiedenen Rhabdome bis an die Linse heranreichen. Eigentümlicherweise schiebt sich eine Nebenretina (*nr*) dicht an die Linsenportion heran, und zwar ist sie so gestellt, daß sie im Mittelocellus die Strahlen von hinten, im rechten Seitenocellus von vorn und von links, auf der andern Seite umgekehrt empfängt. Sie dienen also zum Richtungssehen und gleichzeitig zum Fernsehen, während die Hauptmasse der Sehzellen mehr zum Nahsehen eingerichtet ist.

u) Die Komplex- oder Fazettenaugen der Insekten.

Entstehung und Vergleich mit den Krebsaugen.

Wir wir S. 517 gesehen haben, ist das Komplexauge aus der Verschmelzung vieler Punktaugen hervorgegangen. Jedes Omma ist homolog einem Ocellus, und die LEYDIGsche Auffassung, daß das zusammengesetzte Auge aus einem Punktauge durch Aufteilung der Cornea und sekundäre Retinulaebildung entstanden sei, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Das phyletische Verhältnis der beiden Augensorten der Arthropoden dürfte daher dem folgenden Schema entsprechen (**577**):

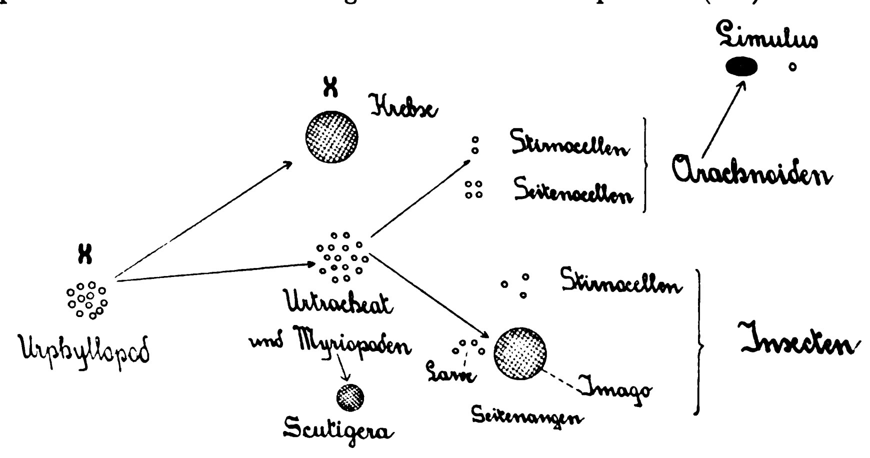


Fig. 577. Schema der phyletischen Verhältnisse der Arthropodenaugen. Orig. Schraffiert = Fazettenauge.



Das Urphyllopod besaß an der Seite des Kopfes einen Haufen von Ocellen, die sich bei den Krebsen restlos zum Fazettenauge zusammengeschlossen haben. Außerdem besaß es ein Medianauge, das wegen seiner ganz anderen Bauart entweder als eine Neuerwerbung oder als ein Erbteil wurmartiger Vorfahren (*Trochophora*-Auge) anzusehen ist. Bei den Myriopoden (**534**, **535**) erhält sich der primäre Ocellenhaufen ziemlich unverändert, während er bei den Arachnoiden (**538**) sich vielfach über den ganzen Kopf verbreitet und dabei in Stirn- und Seitenaugen zerfällt. Das letztere gilt auch für die Insekten, bei denen die Seitenocellen zum Komplexauge verschmelzen. Wenn bei den Larven mancher holometabolen Insekten (Raupen, Käferlarven u. a.) Seitenocellen und später seitliche Fazettenaugen auftreten, so zeigt sich darin eine p a l i n g e n e t i s c h e Organwiederholung, wie sie auch sonst häufig beobachtet wird (Milchgebiß und fertiges Gebiß; Pro-, Meso- und Metanephros; Chorda,

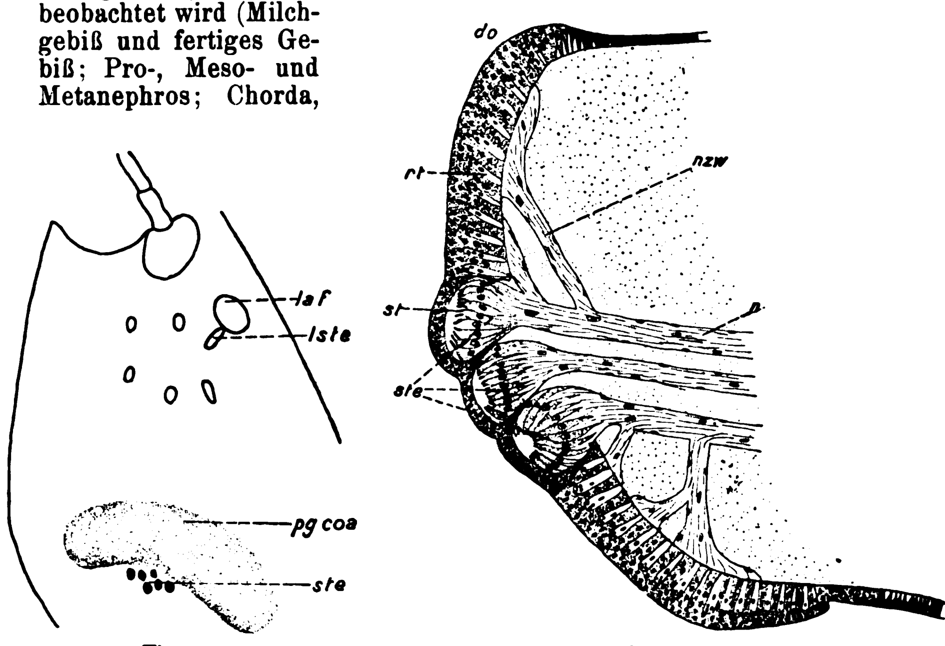


Fig. 578. Fig. 579.

Fig. 578. Kopf der Larve von *Dytiscus marginalis* kurz vor der Verpuppung von der Seite gesehen, nach GÜNTHER, um zu zeigen, wie die Anlage des Komplexauges (*pycoa*) die Stemmata (*ste*) von ihren Linsen (*lste*) abgedrängt hat, *laf* Linse eines rudimentären Augenflecks.

Fig. 579. Schnitt durch die Anlage des Komplexauges und die verdrängten Punktaugen der Larve von *Dytiscus marginalis* nach GÜNTHER. *do* dorsal, *n* Nerv, *nzw* Nervenverzweigung, *rt* Retinula, *st* Stäbchen, *ste* Stemmata, *ve* ventral.

Knorpel- und Knochenskelett). Vereinzelt (*Corethra*) tritt das Fazettenauge der Holometabolen schon verfrüht in der Larve auf und wird sehr häufig bei hemimetabolen Larven (Heuschrecken, Libellen, Ephemeriden u. a.) neben den Stirnaugen beobachtet. Zu dieser Auffassung stimmt auch das ontogenetische Verhalten der Fazettenaugen, indem sie die Seitenocellen, wenn sie bei der Larve vorhanden waren, verdrängen, aber nicht aus deren Verschmelzung hervorgehen. Fig. **578** zeigt den Kopf einer Wasserkäferlarve, bei der die Anlage des Fazettenauges (*pycoa*) die Punktaugen (*ste*) von ihren Linsen (*lste*)

abgedrängt hat, wie dies noch deutlicher aus dem Schnitt (**579**) zu ersehen ist. Die Reste der Punktaugen liegen noch beim erwachsenen Käfer zwischen den Nerven des Fazettenauges. Dieses entsteht, indem die einschichtige Hypodermis stark wuchert und dabei die zahlreichen Kerne in drei Schichten für die Corneagen-, Kristallkörper- und Sehzellen sondert, wobei aber die Einschichtigkeit sich noch lange erhält, indem die Seh- und Kristallzellen durch die ganze Länge der Anlage reichen, während bei Krebsen sofort eine mehrschichtige Epithelwucherung (**503** a) auftritt. Ferner tritt bei den Krebsen das Komplexauge sehr früh, bei Insekten erst nach der Verpuppung auf. Die erste Anlage, die sog. Imaginalscheibe des Auges, zeigt sich freilich schon bei der Larve als eine Epidermisverdickung, ihre Entwicklung zu einem Auge erfolgt aber erst während der Metamorphose. Diese Gegensätze und manche histologische Unterschiede unterstützen die Auffassung, daß die Komplexaugen der Krebse und Insekten unabhängig voneinander entstanden sind. In beiden Klassen liegt wie bei der Ontogenie der Ocellen eine Delamination und nicht eine Invagination vor, wie ja auch die einfachsten Ocellen der Insekten (**562—565**) Verdickungen der Epidermis sind. Da das Punktauge ein Linsenauge mit verkehrtem Netzhautbild ist, während die Ommen des Fazettenauges ein aufrechtes Bild entwerfen, so ist im Laufe der Phylogenie in dieser Hinsicht ein bemerkenswerter Wechsel eingetreten. Der obige Stammbaum läßt erkennen, daß die Aehnlichkeit zwischen den Fazettenaugen der Krebse und Insekten nicht auf direkter Abstammung (H o m o l o g i e) beruht, sondern darauf, daß sie auf Grund derselben Urform die gleichen

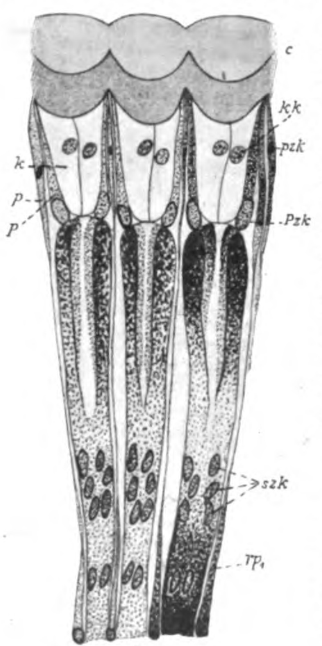


Fig. **580.** Schnitt durch 3 Ommen der Wasserwanze *Notonecta glauca* nach BEDAU, das rechte in Dunkelstellung, die beiden andern in Hellstellung. *c* Cornea, *k* Kristallzelle, *kk* deren Kern, *P*, *p* Haupt- und Nebenpigmentzelle, *Pzk*, *pzk* deren Kerne, *szk* Kern der Sehzelle, *rp* Retinapigmentzelle, *rpzk* deren Kern.

Entwicklungstendenzen geerbt haben (H o m o i o l o g i e). Diese Aehnlichkeit ist außerordentlich groß, was beweist, daß die Unterscheidung zwischen den homologen und homoiologen Organen in diesen wie in manchen anderen Fällen nur aus dem Gesamtkomplex von Tatsachen heraus möglich ist. Der Unterschied zwischen den Komplexaugen der Krebse und Insekten besteht erstens darin, daß sich bei den Krebsen (**502**, **520**) die Corneagenzellen dauernd als Linsenbildner erhalten, weil die Tiere sich ihr ganzes Leben lang ab und zu häuten, während die Insekten sich nur als Larven häuten und diese Zellen daher bei der Imago eine andere Funktion übernehmen, indem sie sich mit Farbstoffen füllen und als sog. „H a u p t p i g m e n t z e l l e n" (**580**, *P*, **586** *Pg*I) den Kristallkörper umhüllen, weil sie als Landbewohner mehr dem Licht ausgesetzt sind als die wasserbewohnenden Krebse. Ein zweiter

Unterschied zeigt sich darin, daß die Krebse mit vereinzelten Ausnahmen gut ausgebildete Kristallkörper (e u c o n e Augen) besitzen, um die verhältnismäßig geringe Lichtmenge des Wassers zu sammeln, während bei den Insekten auch einfachere a c o n e und p s e u d o c o n e Fazettenaugen vorkommen. Dazu gesellen sich als weniger wichtige Unterschiede: die geschichtete „Plättchenstruktur" der Krebsrhabdome, welche bei den Insekten fehlt; die interommären Pigmentzellen weichen in beiden Klassen voneinander ab: bei den Krebsen 2 oder mehr distale Haupt- oder Irispigmentzellen (**520**), bei den Insekten ein doppelter Kranz, nämlich distale Irispigmentzellen und proximale Retinapigmentzellen (**580** *p, pr*). Mesodermales Pigment zu beiden Seiten der Basalmembran, welches als Tapetum dient, kommt in beiden Klassen vor. Das Auge der Insekten steht im allgemeinen auf einer höheren Stufe als dasjenige der Krebse. Während die Komplexaugen der letzteren fast immer wegen des dunkeln Mediums Superpositionsaugen sind, finden wir bei den Insekten überwiegend Appositionsaugen und jene nur bei Dämmerungs- und Nachtinsekten. Trotz dieser aus den Lebensbedürfnissen erklärlichen Unterschiede ist die Uebereinstimmung überraschend groß; in beiden Klassen kann das Auge durch eine mediane Knospungszone wachsen und neigt nicht selten zu einem Zerfall in ein dorsales Stirnauge und ein ventrales Seitenauge; in beiden finden wir in einzelnen Familien ein Tapetum, und sogar die Zahlen der einzelnen Zellarten eines Ommas können übereinstimmen, indem sich entsprechen:

Krebse	2—4 Corneagenzellen	4 Kristallzellen	5—8 Sehzellen	2 oder mehr Iris(Haupt)-pigmentzellen
Insekten	2—20 Hauptpigmentzellen	4 Kristallzellen	8, zuweilen 7, selten 9 oder 10	6 oder mehr distale Neben(Iris)-pigmentzellen und eine Anzahl proximaler Retinapigmentzellen

Die Uebersicht zeigt, daß der Ausdruck Hauptpigmentzelle in beiden Klassen für verschiedene Elemente gebraucht wird. Die zwei Fazettenaugen der Insekten und Krebse werden häufig so groß, daß sie auf dem Scheitel zusammenstoßen, aber nur bei Krebsen kommt es zuweilen zu einer vollständigen Verschmelzung zu einem Auge. Die Augen der Insekten sitzen auch zum Unterschiede von den höheren Krebsen nie auf beweglichen Stielen, können aber weit über die Kopffläche vorspringen zur Vergrößerung des Gesichtsfeldes; in der tropischen Raubfliegenfamilie der D i o p s i d a e (*Achias* ♂, *Diopsis* ♂ und ♀) sitzen sie sogar auf fast körperlangen, dünnen, unbeweglichen Kopffortsätzen, die nach der Seite und etwas nach vorn und oben gerichtet sind. Bei *Diopsis* sind auch die Fühler mit den Augen nach außen gerückt. Bei manchen weiblichen *Diopsis*-Arten sind die Stiele noch kurz. Dieser Zustand ist nützlich, da er den Augen gestattet, nach allen Seiten Umschau zu halten. Das weitere Auswachsen halte ich für eine e x z e s s i v e Bildung, wie solche nicht selten bei sekundären Geschlechtsmerkmalen beobachtet werden. Das Abschätzen der Entfernung beim binokularen Sehen ist auch möglich bei gewöhnlicher Lage der Augen, denn da die Ommen nach allen Seiten divergieren, werden einige mediale Ommen beider Augen sich vorn mit ihren Sehachsen schneiden. Ein geringer Vorteil ist freilich vorhanden, denn je weiter die Augen auseinanderrücken, um so breiter ist das binokulare Gesichtsfeld vor und hinter denselben.



Zahl der Fazetten und Korrelationsbeziehungen der Augen zum Flugvermögen, Geschlecht, zu Geruchsorganen und Schutzfärbung.

Die Fazetten der Insekten sind meist sechseckig. Es kommen aber auch unregelmäßige vor (*Silpha litoralis*) und in verschiedenen Gruppen viereckige (*Musca domestica*). Ihre Zahl hängt von verschiedenen Umständen ab. Zunächst vom Alter bei denjenigen hemimetabolen Arten, welche sie schon als Larven besitzen und sie mit jeder Häutung vergrößern. So findet sich bei Orthopteren eine dorsale, mediane, durch abweichende Färbung ausgezeichnete Wachstumszone. Ferner ist die Körpergröße von Einfluß, denn je bedeutender diese ist, desto höher ist im allgemeinen die Zahl der Fazetten und damit auch die Größe der Netzaugen, die schließlich bei Libellen und vielen anderen, namentlich räuberischen Insekten so gewaltig werden, daß sie oben auf der Stirn zusammenstoßen und als kuglige Gebilde weit über den Kopf vorspringen. So finden wir unter den Käfern bei der 0,9 mm langen *Trichopteryx grandicollis* in jedem Auge nur 45 Fazetten, bei *Bryaxis haematica* (2 mm Länge) 32, bei *Anthrenus verbasci* (3 mm) 390; bei verschiedenen Käfern von 4 mm Länge schwankt die Zahl in einem Auge von 170—750, bei solchen von 6 mm 125—1520, bei 10 mm 550—2500, bei 15 mm 450—4500, bei 20 mm 625—7300, bei 30 mm 3500—30000. Ganz besonders hängt die Zahl von der Bewegungsfähigkeit ab und ist bei allen gut fliegenden, springenden oder rasch laufenden Insekten sehr hoch, wobei natürlich immer die Körpergröße mitberücksichtigt werden muß: *Bombus* 4000; Biene ♂ 5500, ♀ 5000, Arbeiter 4—5000; *Vanessa urticae* 4500, *Musca domestica* 4000, *Aeschna grandis* 10000, *Sphinx atropos* 12400; Käfer: *Cicindela silvatica* (15 mm) 4500, *Gyrinus natator* (7 mm) 1650. Bei den Aaskäfern ist die Zahl so groß, weil die Augen vermutlich beim Aufsuchen der Kadaver eine Rolle spielen: *Silpha litoralis* (21 mm) 11700, *Necrophorus germanicus* (30 mm) 30000. Bei *Lampyris* haben die ungeflügelten ♀ sehr viel weniger Fazetten als die geflügelten ♂: *splendidula* ♂ 2500, ♀ 300; *noctiluca* ♂ 2600, ♀ 700. Ebenso zeigen die ungeflügelten Arbeiter der Ameisen eine sehr geringe Zahl: *Solenopsis fugax* ♂ 400, ♀ 200, Arb. 6—9. *Formica pratensis* ♂ 1200, ♀ 830, Arb. 600. *Ponera punctatissima* ♀ 100—150, Arb. 1—5.

Im Zusammenhange mit dem besseren Flugvermögen vieler männlicher Insekten finden wir in diesem Geschlecht größere Augen als bei Weibchen. So stoßen sie bei den Bienenmännchen am Scheitel zusammen, während sie bei der Königin und Arbeitsbiene getrennt bleiben. Dasselbe gilt für das Männchen der Ephemeriden und Odonaten im Gegensatz zu den Weibchen. Die nur mit Flügelstummeln versehenen Weibchen der Frostspanner haben viel kleinere Augen als die geflügelten Männchen. Bei Embiiden, Psychiden und Blattläusen entbehren die ungeflügelten Weibchen der Augen, während die geflügelten Männchen sie besitzen. Bei manchen Ephemeriden und Dipteren haben die beweglicheren Männchen Doppelaugen, die Weibchen einfache. In allen diesen Fällen ist die bessere Ausrüstung des Männchens als ein Hilfsmittel beim Aufsuchen und Ergreifen des Weibchens anzusehen. Die Korrelation zwischen Flügel und Fazettenauge spricht sich sehr deutlich darin aus, daß bei den Geschlechtstieren der Termiten die Augen nur während der kurzen Zeit des Hochzeitsfluges benutzt werden. Nach demselben werfen sie die Flügel ab, kopulieren im Nest, und



dann tritt sofort eine Degeneration der Augen und der Ganglien ein. Bei den Phasmiden werden mit der Rückbildung der Hinterflügel auch die Augen kleiner und einfacher. Die blinde Heuschrecke der Mammuthöhle *Rhaphidophora cavicola* hat mit den Augen auch die Flügel verloren, obwohl die Männchen sie als Zirporgane zum Anlocken der Weibchen hätten benutzen können. Die ebenfalls unterirdisch lebenden Käfergattungen *Lathrobium* und *Ptinella* treten in einer geflügelten und einer ungeflügelten Form auf, und nur die erstere besitzt noch Augen, was wohl darauf hinweist, daß die Tiere auch noch an belichteten Teilen der Höhle vorkommen. Die Wechselbeziehungen zwischen Flügel und Fazettenaugen sind also sehr auffallend, denn keine geflügelte Imago läßt die Augen vermissen, und solche ohne Fazettenaugen sind stets auch flügellos. So sind blind und flügellos: der den Schaben verwandte *Hemimerus palpoides,* welcher auf *Cricetomys* lebt; die in Ameisenhaufen zu findende Grabheuschrecke *Myrmecophila acervorum,* die Soldaten, Arbeiter und Larven der Termiten, viele Arbeiter und Weibchen der Ameisen, viele Pupiparen, Nycteribien, Brauliden, Flöhe, während bei den Läusen das Netzauge auf ein Omma rückgebildet ist. Die Larven der Holometabolen besitzen weder Fazettenaugen noch äußere Flügelanlagen, während bei vielen hemimetabolen Larven beide vorkommen. Die flügellosen Dipteren der Kerguelen stehen in der Zahl der Fazetten hinter ihren geflügelten Verwandten zurück.

Eine andere Korrelation besteht zwischen den Fazettenaugen und den Fühlern als Trägern der Geruchs- und Tastorgane. Viele Arten von Fliegen, Libellen, Singcicaden, Acridiern, Ephemeriden u. a. haben sehr große Augen, die bei den Männchen häufig noch stärker ausgebildet sind als bei den Weibchen, aber kleine Fühler. Es sind „Augentiere“ (Forel). Sind die Fühler geschlechtlich differenziert, wie bei vielen Hymenopteren, Schmetterlingen, Käfern, Mücken und anderen „Antennentieren“, so haben Männchen und Weibchen gleich große Netzaugen. Ebenso pflegen Höhleninsekten, Ameisengäste und andere Dunkelformen rudimentäre oder fehlende Augen, aber lange Fühler zu besitzen, so die Locustide *Troglophilus cavicola* und der myrmecophile Käfer *Claviger testaceus.*

Endlich bestehen auch Wechselbeziehungen zwischen Schutzfärbung und Fazettenauge, indem z. B. die flügellose nur nachts auf Nahrung ausgehende Stabheuschrecke *Dixippus morosus* und das seine Flügel nur zur Mimicry brauchende wandelnde Blatt (*Phyllium* ♀) trotz ihrer trägen Lebensweise gut entwickelte Sehorgane haben, damit sie die passende Umgebung aufsuchen können. *Dixipus* und manche Feldheuschrecken ändern ihre Färbung je nach der Umgebung durch das Spiel der Chromatophoren, wobei das Auge den Reflex vermitteln oder beschleunigen dürfte. Dasselbe gilt wohl für die grünen und braunen Individuen von *Mantis religiosa,* welche meist eine passende Umgebung aufsuchen.

Bezüglich der **Leistungen** sei hervorgehoben, daß gut entwickelte Fazettenaugen scharfe Bilder geben, denn die Insekten vermögen vielfach Entfernungen genau abzuschätzen. So machen *Cicindela, Buprestis* u. a. genaue Flugsprünge. Das Männchen der Heuschrecke *Pezotettix pedestris* lockt das Weibchen nicht durch zirpen an, sondern wartet, bis es zufällig vorüberläuft, und springt ihm dann auf den Rücken. Junge Locustiden auf den Spitzen der Grashalme springen



so auf Schmetterlinge, daß ihr Kopf genau vor dem Kopf der Beute liegt. Man kann viele Insekten durch starkes Bewegen eines Gegenstandes in mehr als einem Meter Entfernung zum Fliehen bringen. Das Vermögen Formen zu erkennen geht daraus hervor, daß man Bienen, Hummeln und Wespen auf Futterplätze von bestimmter Form (runde, elliptische, sternförmige Scheiben) dressieren kann.

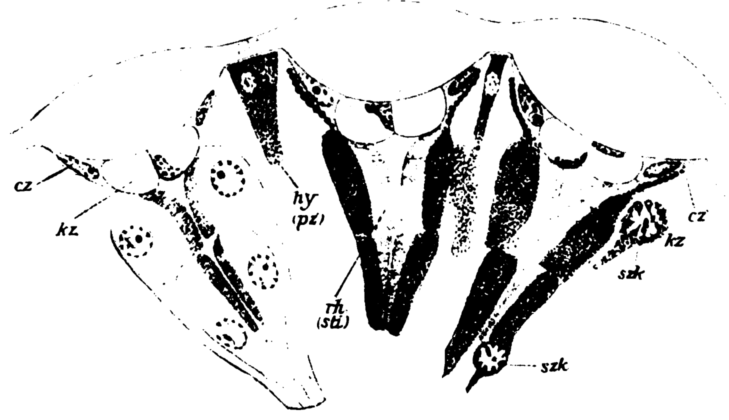


Fig. 581. 3 Ommata von *Lepisma saccharinum* (links ohne Pigment und schematisch), nach HESSE. *cz* Corneagenzelle, *kz* Kristallkegelzelle, *hy* Hypodermis, *pz* Pigmentzelle, *rh* Rhabdom, *sti* Stiftchensaum, *szk* Kern der Sehzelle.

Bau der Fazettenaugen.

Die Linse (Fazette) ist nur auf frühen Stadien einschichtig (**595**), später zweischichtig (**584**, **596**), zuweilen sogar dreischichtig. Die äußerste Schicht ist die hellste und festeste, die darauf folgende ist dunkler und weicher. Jede Schicht besteht aus Chitinlamellen, die allmählich eintrocknen und sich fest aneinander schließen. Die Abscheidung der Linse erfolgt ursprünglich bei manchen niedrigen Augentypen von den Kristallzellen und den Corneagenzellen (**581**), auf höherer Stufe nur von letzteren, welche gleichzeitig die Hauptpigmentzellen sind (**580**, **584**). Die Linsen sind meist bikonvex, wobei häufig die innere Fläche stärker gewölbt ist als die äußere. Die GRENACHERsche Einteilung in acone, pseudocone und eucone Augen entspricht trotz gewisser Uebergänge den Tatsachen. Die a c o n e n Augen haben vier durchsichtige Kristallzellen (**580**, **582**), aber noch keine Ausscheidungsprodukte in ihrem Protoplasma. Sie bilden den ursprünglichen Zustand, welcher bei Thysanuren (*Lepisma*, **581**), Hemipteren und vielen Käfern beobachtet wird. Bei den p s e u d o c o n e n Augen scheiden die Kristallzellen nach vorn eine flüssige oder weiche lichtbrechende Sub-

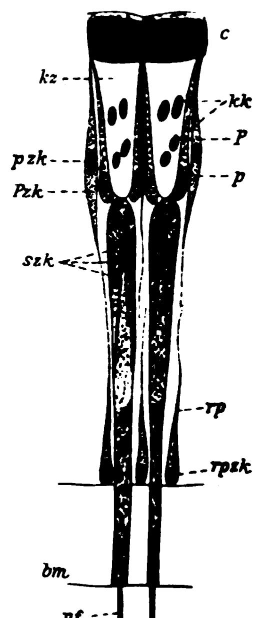




Fig. 582. 2 acone Ommen der Wasserwanze *Hydrometra palustris* nach BEDAU. *bm* Basalmembran, sonst wie 580.

stanz aus (**586**, **591**), welche von den Hauptpigmentzellen zusammengehalten wird. Solche Augen kommen den Fliegen und einigen andern Insekten zu. Die große Mehrzahl der Insekten ist e u c o n, d. h. die vier Kristallzellen scheiden in ihrem Innern eine mehr oder weniger feste Masse aus, welche durch enge Zusammenlagerung oder Verschmelzung den vierteiligen Kristallkegel aufbaut. Die vier sog. SEMPERschen Kerne pflegen dem distalen breiten Ende des Kegels, wie bei den meisten Krebsen, kappenförmig aufzusitzen. Da der Kegel zuweilen sehr weich und dann vom Protoplasma schwer zu unterscheiden ist, läßt sich der Gegensatz zwischen aconen und euconen Augen in solchen Fällen schwer durchführen.

Acone Augen. Die einfachsten Fazettenaugen der Insekten finden wir bei der Thysanure *Lepisma saccharinum,* bei der jederseits zwölf Ommen dicht nebeneinander stehen (**581**). Der geschichteten großen Linse liegen 4 Kristallzellen und weiter nach außen 2 corneagene Zellen an, und diese 6 Zellen bilden sie wahrscheinlich. Die Retinula ist zweischichtig und setzt sich zusammen aus 3 proximalen und 4 distalen pigmentierten Sehzellen mit breiten Stiftchensäumen. Nebenpigmentzellen fehlen, aber als Vorläufer derselben finden wir große pigmentierte Hypodermiszellen zwischen den Linsen. Ein solches Auge schließt sich ungezwungen an die Stemmata der Raupen und Phryganeenlarven an, steht sogar durch das Fehlen eines Kegels noch tiefer als diese. Bei nahen Verwandten, nämlich bei *Machilis* und Poduren, ist ein Kegel vorhanden, ein Beweis, wie leicht sich der Uebergang vom aconen zum euconen Typus vollzieht. — Als Beispiel eines voll ausgebildeten aconen Ommas sei von den Wanzen *Notonecta glauca,* der gemeine Rückenschwimmer, herangezogen (**580**). Die Linse besteht, wie bei den meisten Komplexaugen der Insekten, aus einer äußeren hellen und festen und einer inneren dunkleren und weicheren Schicht. Sie wird von den 4 Kristallzellen und den 2 Hauptpigmentzellen (*P*), welche den Corneagenzellen von *Lepisma* entsprechen, erzeugt. Die ursprüngliche Zweischichtigkeit der Retinula ist noch bei *Corixa* in Gestalt von 4 proximalen und 4 distalen Sehzellen vorhanden. Bei den übrigen Wasserwanzen ist sie, wie bei den meisten Insekten, verschleiert; wir finden bei ihnen 8 pigmentierte Sehzellen, 6 periphere distale, welche einen Kranz bilden, und 2 zentrale, welche von der Basalmembran her sich zwischen sie einschieben. Aus der Lage der Kerne geht diese Sonderung deutlich hervor. Von den zentralen Sehzellen ist eine so lang wie die äußeren, die andere ist sehr klein und schmiegt sich der Basalmembran an. Es sind 18 distale Nebenpigmentzellen (*p*) vorhanden, von denen 12 zu zwei benachbarten Ommen gehören, dazu noch eine Anzahl retinale (*rp*). Diese Nebenpigmentzellen sind aus interommären Hypodermiszellen hervorgegangen. Bei einer andern Wasserwanze, *Hydrometra palustris* (**582**), haben sich die Sehzellen so verlängert, daß sie weit über das Niveau der retinalen Pigmentzellen herausragen. Von diesen distalen Nebenpigmentzellen sind 6 vorhanden (vgl. **517**), von denen je eine zu drei Ommen gehört. — Eine andere Eigentümlichkeit aconer Augen wird bei manchen Käfern (Malacodermata, Elateriden) beobachtet, indem die Cornea sich in einen langen lichtbrechenden Fortsatz (P r o c e s s u s c o r n e a e, *Pc,* **583**) auszieht, welcher den fehlenden Kristallkegel ersetzt. Ein solcher Processus kann aber auch in euconen Augen auftreten (Schmetterlinge, *Sialis*), und ist wohl als eine äußere Abscheidung der Kristallzellen



anzusehen. Bei dem abgebildeten Schnellkäfer werden die Kristallzellen von lichtbrechender Substanz (x) umgeben, deren Herkunft zweifelhaft ist. Acon sind von den Käfern die Hetero-, Tetra- und Trimera und von den Pentamera die Silphiden, Staphyliniden, Histeriden. — Einen Uebergang von den aconen zu den euconen Augen stellen die etwa 300 stark divergierenden Fazetten des Ohrwurms (**584**) dar. Die Linse der Larven besteht aus dem hellen äußeren Teil, zu dem später noch der innere hinzugefügt wird, und zwar durch Ausscheidung der sehr großen Hauptpigmentzellen, welche sich mit einer inneren hellen Portion der Cornea dicht anschmiegen, während nach

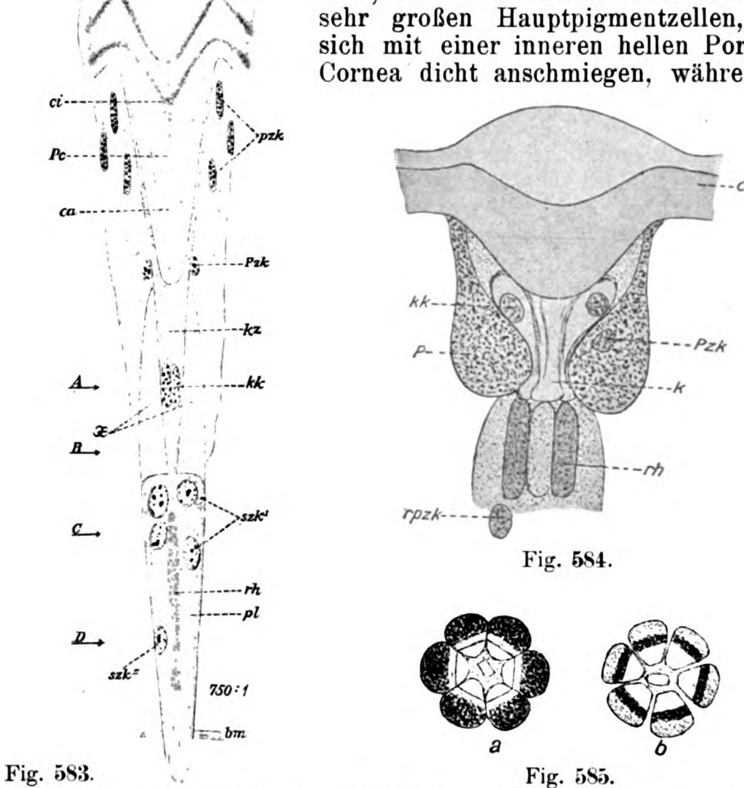


Fig. 583. Fig. 584. Fig. 585.

Fig. **583**. Medianschnitt durch das acone entpigmentierte Omma des Schnellkäfers *Elater sanguineus* nach KIRCHHOFFER. *Cd* distaler Teil der Cornea, *ci* innere, *ca* äußere Schicht derselben, *Pc* Processus corneae, *pl* Plasma der Sehzellen, *X* lichtbrechende Substanz um die Kristallzellen herum von zweifelhafter Herkunft. Sonstige Bezeichnungen wie **580**, **581**.

Fig. **584**. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums von *Forficula auricularia* nach JÖRSCHKE. *k* Kristallkegel (hier nur angedeutet). Bezeichnungen wie früher.

Fig. **585**. Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula von *Forficula* nach JÖRSCHKE. *a* Pigment in Dunkelstellung, *b* in Lichtstellung.

außen das Protoplasma viel Pigment enthält. Die 4 Kristallzellen umschließen eine durchsichtige chitinige Masse als erste Andeutung eines Kegels (k). Es sind 6 periphere und 2 zentrale Sehzellen vorhanden, von denen jene kurze dicke Rhabdomere, diese ein scheinbar einheitliches

zentrales Rhabdomer bilden. Das Pigment verteilt sich im Dunkeln (**585**) gleichmäßig nach außen von den Schaltzonen des Rhabdoms, während es im Lichte sich ihm eng anlegt. Zahlreiche Nebenpigmentzellen enden mit distaler Verbreiterung an der Cuticula.

Pseudocone Augen sind daran zu erkennen, daß die von den 4 Kristallzellen ausgeschiedene weiche oder flüssige lichtbrechende

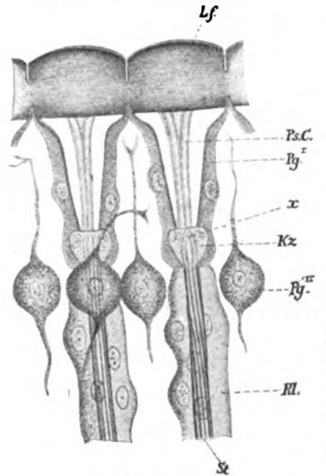


Fig. 586.

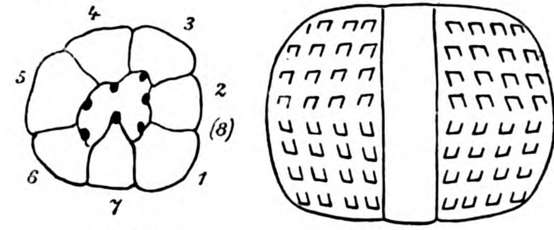


Fig 587. Fig. 588.

Fig. 586. 2 Ommata aus dem pseudoconen Auge von *Musca vomitoria* nach GRENACHER. *Ps.C* Pseudoconus. x Verlängerung der Rhabdomeren (St) zwischen die Kristallzellen (Kz) hinein, Lf Linsenfazette, Pg Haupt-, Pg^{II} Nebenpigmentzelle, Rl Retinula.

Fig. 587. Schematischer Querschnitt durch eine Dipterenretinula nach DIETRICH.

Fig. 588. Schematischer Frontalschnitt durch einen Dipterenkopf zur Demonstration der Lage der Rhabdome in den beiden Komplexaugen. Nach DIETRICH.

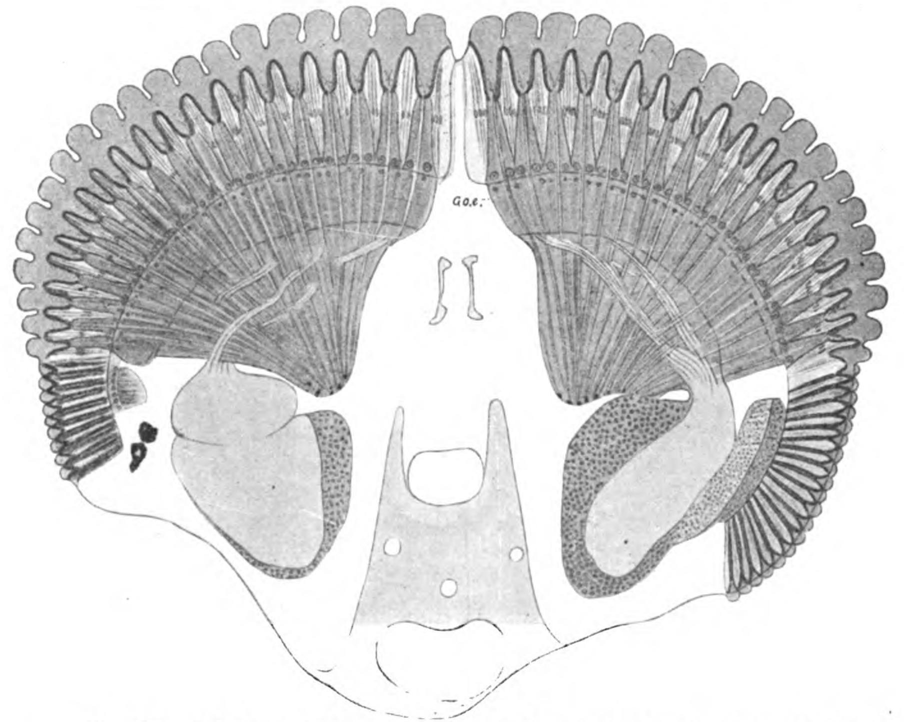


Fig. 589. Schräger Frontalschnitt durch den Kopf der *Simulium*-Mücke, ♂, nach DIETRICH. *G.o.e* äußeres Opticusganglion.

Masse vor diesen liegt und von den Hauptpigmentzellen zusammengehalten wird. Sie sind charakteristisch für Fliegen und Mücken. Bei vielen Fliegenarten treten die distalen Enden der Rhabdomere in die Kristallzellen hinein (**586** x). Es sind ursprünglich 8 Sehzellen vorhanden, von denen aber eine (die achte zwischen 1 und 2 in **587**) bis auf Spuren rudimentär wird, so daß 7 Rhabdomere sich um einen Zentralkanal anordnen, und zwar in einer ganz eigenartigen, aus der Abbildung ersichtlichen Lage. In jedem Auge bilden sie zwei spiegelbildlich orientierte Gruppen von Retinulae, indem sich das siebte Rhabdomer von oben bzw. von unten zwischen die sechs übrigen einschiebt (**588**). Bei den Männchen der Kriebelmücken (**589**) zerfällt das Auge in ein sehr großes Scheitel- und ein kleineres Seitenauge. In dem ersteren sind die Ommen so ver-



Fig. 590. Kopf des Männchens der *Simulium*-Mücke, vergr. Nach DIETRICH.

Fig. 591. Omma aus dem pseudoconen Scheitelauge einer Kriebelmücke ♂ (*Simulium*-sp.), nach DIETRICH. *bm* Basalmembran, *G.o.e* äußeres Ganglion opticum, *nr.G* Nervenfasern, *nr.net* Retinulanervenfasern. Sonst wie **586**.

Fig. **590**.

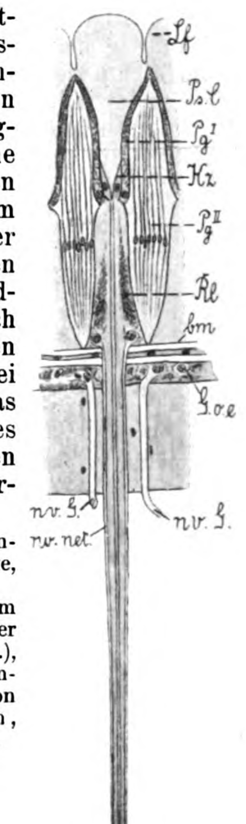


Fig. **591**.

Fig. **592**.

Fig. **593**.

Fig. **592**. Medianschnitt durch ein Omma der Poduride *Orchesella rufescens* nach HESSE. $^{750}/_{1}$. *k* Kristallkegel, *kk* Kern der Kristallkegelzelle, *n* Nerv, *sz* Sehzelle. Sonstige Bezeichnungen wie **581**.

Fig. **593**. Distale Region des Stirnauges mit 3 Ommen von der Ephemeride *Cloë fuscata* nach ZIMMER, rechts mit Nebenpigmentzellen (*N.P.Z*), links ohne diese, in der Mitte im Längsschnitt. *C* Cornea, *C.K* Kern der Corneagenzellen, *K* Kristallkegel, *KK* Kern der Kristallzellen, *KT* Kernteil der Retinula.

größert, daß sie die Basalmembran durchbrechen und gegen die untere Fläche des äußeren Augenganglions (**590**) konvergieren. Dadurch entsteht eine sehr eigentümliche Zweiteilung der einzelnen Ommen, deren Einzelheiten aus **591** zu ersehen sind. Der Pseudoconus ist mit der Linse verschmolzen und wird von 2 Hauptpigmentzellen umfaßt; die 4 Kristallzellen sind klein; 48 Nebenpigmentzellen umhüllen das verbreiterte äußere Ende der Sehzellen, während das innere mit dem Rhabdom in geradem oder gebogenem Verlauf das Ganglion durchsetzt. 6 Rhabdomere umschließen ein zentrales sehr dünnes siebtes, während von der achten Sehzelle nur der Kern nachweisbar ist. Die vom inneren Ganglion kommenden Nerven winden sich zwischen den Rhabdomen (**590**) hindurch, um zu den Ganglienzellen des äußeren (**591** *G.o.e*) zu gelangen. Ein echtes pseudocones Auge wurde von JOHNAS bei dem Kleinschmetterling *Adela* gefunden. Beim Männchen der Aprilfliege (*Bibio marci*) ist das Seitenauge pseudocon, das höher entwickelte und mit verlängerten Ommen versehene Stirnauge eucon. Die langgestielten Augen der Diopsiden (s. oben) zeigen den gewöhnlichen Bau, aber die nach vorn gerichteten Ommen sind fast doppelt so lang und breit wie die übrigen, also besonders geeignet zum Fixieren der Beute.

Eucone Augen finden sich bei den Insekten in weitester Verbreitung von den Apteryoten (Poduren, *Machilis*) an durch die Orthopteren, Neuropteren und Käfer hindurch bis zu den hochdifferenzierten Hymenopteren und Lepidopteren, ein Beweis, daß sich das acone Auge leicht durch mehr oder weniger feste Abscheidungen im Innern der vier Kristallzellen in ein eucones verwandelt. Dabei können die einzelnen Teile des Ommas sehr verschieden sein, wie folgende Beispiele beweisen mögen. Ein in mancher Hinsicht sehr primitives Omma besitzt die Poduride *Orchesella* (**592**), bei der die Linse durch die weit nach außen vorgewölbte Cuticula und den sehr großen, wahrscheinlich vierteiligen runden Kristallkörper ersetzt wird. Die 2 Corneagenzellen haben noch die ursprüngliche Lage und sind noch nicht zu Hauptpigmentzellen geworden. Nebenpigmentzellen fehlen. Die Retinula besteht aus 4 distalen und 3 proximalen pigmentierten Sehzellen mit typischen Stiftchensäumen. In dem Stirnauge der Ephemeride *Cloë* (**593**) finden wir ebenfalls 2 Corneagenzellen (*CK*) als Linsenbildner distal von den Kristallzellen und um den äußeren Teil des Ommas zahlreiche Nebenpigmentzellen. Das Auge ist ein typisches Dämmerungs(Superpositions)auge, in welchem die Rhabdome (**594** *RhT*) nur die proximale Hälfte einnehmen. Die Sehzellen verschmälern sich dann zu einem dünnen Strang, welcher vor dem Kegel sich kelchförmig erweitert und hier 7 Kerne umschließt (**593** *KT*). Die Stränge werden von dünner homogener Gallerte umgeben. Die Sehzellen bilden in der gewöhnlichen Weise ein dickes siebenteiliges Rhabdom und besitzen außerdem an ihrer Peripherie je ein Nebenstäbchen. An der Basis von jedem Omma liegen 10—12 Kerne unbekannter Bedeutung, vielleicht gehören sie zu mesodermalen Pigmentzellen, denn man findet bei den im Lichte getöteten Tieren braunes Pigment in der Umgebung dieser Kerne, welches im Dunkeln (**594**) durch die Basalmembran hindurch in die Nervenschicht wandert. Während bei *Orchesella* und *Cloë* die Corneagenzellen dauernd vor dem Kegel liegen, finden wir sie unter den übrigen Insekten in dieser Stellung nur bei einigen hemimetabolen Larven, um die Linse zu bilden. Nachdem diese dann für die Imago ausgeschieden ist, wandern sie an

dem Kegel hinab und verlieren dann häufig die Verbindung mit der Cornea. So finden wir die Kerne (**595** *Pzk*) bei einer frisch gehäuteten Larve von *Locusta viridissima* noch dicht unter der Linse und neben den Kernen der Kristallzellen (*kk*), während sie auf einem etwas älteren Stadium (**596**) mit zweischichtiger Linse proximalwärts gewandert sind: aus den Linsenbildnern sind Hauptpigmentzellen geworden. Bei den holometabolen Insekten treten die Fazettenaugen erst bei der Imago auf.

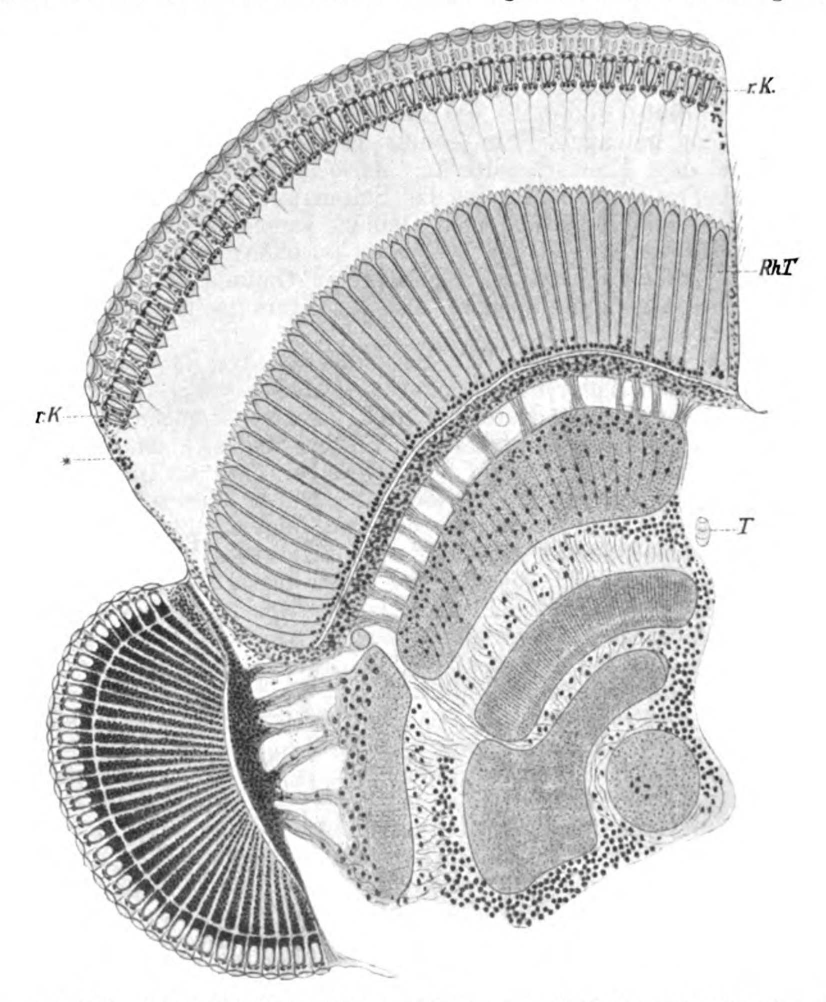


Fig. **594.** Schnitt durch das Seiten- und Stirnauge der Ephemeride *Cloë fuscata* ♂ nach ZIMMER. $^{186}/_{1}$. *rk* rudimentäre Kegel, * Kernteile der Retinulae ohne Kegel, *T* Trachee, *RhT* Rhabdomteile der Retinulae.

und sie besitzen daher statt der Corneagenzellen zwei Hauptpigmentzellen neben dem Kegel, welche bis zur Linse reichen können. Es lassen sich unter ihnen wie bei den Krebsen (vgl. S. 513) zwei Hauptgruppen unterscheiden: Appositionsaugen für Taginsekten mit langem, bis zum Kegel reichenden Rhabdom und vollständiger Pigmentumhüllung und Superpositionsaugen für Dämmerungs- und Nacht-



insekten mit kurzem proximalen Rhabdom und Pigmentlücke in der mittleren Region des Ommas. Fig. **597** läßt diesen Gegensatz bei den Schmetterlingen deutlich erkennen, wobei noch bemerkenswert ist, daß der Teil der Retinula zwischen Rhabdom und Kegel bei den Nachtfaltern sehr dünn ist, ähnlich wie bei *Cloë* (**594**), und nur dort anschwillt, wo 6 Kerne von den 8 Sehzellen zusammenliegen. Interessant ist das Auge der *Macroglossa stellatarum,* die zu den Schwärmern gehört, aber am Tage umherfliegt: das Rhabdom findet sich nur im basalen Drittel wie bei Nachtschmetterlingen, aber die Nebenpigmentzellen enthalten so viel Farbstoff, daß seitliches Licht nicht zu dem Rhabdom gelangen kann. Ein echtes Superpositionsauge besitzt auch der schön gefärbte und im Sonnenschein umherfliegende, megaloptere Netzflügler *Ascalaphus macaronius,* weil seine Verwandten (*Myrmeleon*) Dämmerungsformen sind. Ebenso besitzen manche Käfer, wie *Trichius fasciatus* und *Geotrupes*-Arten, welche am Tage wie in der Dämmerung lebhaft sind, kurze Rhabdome und viel Pigment in dem davor liegenden Teil der Retinula.

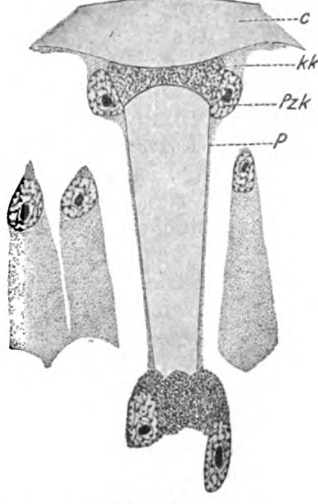


Fig. 595.

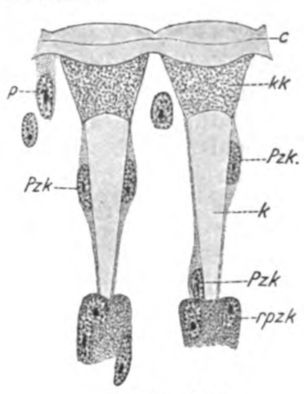


Fig. 596.

Fig. 595. Längsschnitt durch den distalen Teil des Ommas einer frisch gehäuteten Locustidenlarve nach Jörschke. *k* Kristallkegel, sonstige Bezeichnungen wie **580.**

Fig. 596. Aelteres Stadium als **595.**

Als ein Hilfsmittel zum Sehen in der Dämmerung ist die Eigentümlichkeit des Arthropodenauges anzusehen, daß Linse und Kristallkörper das ultraviolette und in geringerem Grade wohl schon das violette Licht in grünliches Fluoreszenzlicht verwandeln. Der dioptrische Apparat wird dadurch gleichsam in einen schwach leuchtenden Körper verwandelt, der einerseits die Sehzellen etwas reizt und sie dadurch für schwache Strahlen des sichtbaren Spektrums empfänglich macht, andererseits die schädliche Wirkung der kurzwelligen Strahlen ausschaltet. Die Fluoreszenz wird selbst durch solche ultraviolette Strahlen hervorgerufen, welche tangential die Corneae treffen. Bei Dämmerungsinsekten umgreift das distale Rhabdomende häufig die Spitze des Kristallkegels kelchartig auf eine kürzere oder längere Strecke, wodurch eine breite Fläche zur Aufnahme des Reizes geschaffen wird. Sie dient vermutlich ebenfalls der Ausnutzung geringer Lichtmengen.

Sehzellen. Ich gehe hier noch auf einige Einzelheiten der Retinula ein. Bei der Mehrzahl der Insekten sind 8 Sehzellen vorhanden, so daß man diesen Zustand als den ursprünglichen ansehen darf. Nur bei sehr hoch stehenden Formen wird die Zahl größer, so bei der Honigbiene manchmal 9, bei manchen Schmetterlingen (Lycäniden) bis 10. Sehr viel häufiger ist eine Rückbildung von einer oder von mehreren Zellen, die dann immer am proximalen Ende eintritt, weil hier der funktionelle Reiz des Lichts am geringsten ist. Die rudimentäre Sehzelle nimmt aber immer eine ganz bestimmte Stellung zu den übrigen ein, ein Beweis, daß die Rückbildung in den Vererbungsmechanismus einbezogen worden ist. Aus dem Verhalten der Apterygoten — *Lepisma* (**581**), *Orchesella* (**592**) — ist zu schließen, daß die Zellen ursprünglich in zwei Schichten von $3 + 4$ Zellen angeordnet waren, was bei sehr vielen Insekten noch in einer proximalen und einer distalen Gruppe von Kernen zum Ausdruck kommt (**580**, **583**, **592**, **597**). Die Zellen, und zwar zuerst die dem Licht am meisten ausgesetzten distalen, haben sich vergrößert, was eine Verlängerung der Rhabdomere mit sich brachte. So erstrecken sich bei *Gryllus*, *Periplaneta* und *Corixa* die 4 distalen Sehzellen durch die ganze Länge der Retinula und 4 kleinere Zellen bilden eine proximale Gruppe. Bei Locustiden finden wir 5 lange und 3 proximale kurze, bei Acridiern 6 und 2. Bei *Forficula* (**585**), Wanzen und Mücken liegen die 2 kleinen Zellen im Innern der Rhabdomröhre der 6 größeren, und bei Wasserwanzen trägt die eine der 2 zentralen Zellen noch ein langes Rhabdomer, während das andere rudimentär ist. Bei Phasmiden und Nachtschmetterlingen sind 7 große und eine kleine basale rudimentäre vorhanden, während bei *Mantis* die kleine Zelle weit vorn neben dem distalsten Kern der 7 großen Zellen liegt. Bei den Neuropteren liegen 7 Kerne in der distalen Hälfte der Sehzellen, während der 8. Kern in die Mitte und bei *Panorpa communis*, *Rhyacophila dorsalis* u. a. in die Nähe der Basalmembran gewandert ist und das distale Ende dieser Zelle andeutet. Die Rhabdome sind lang und reichen bis zu den Kristallkegeln bei den Tagformen (*Halesus, Hydropsyche, Panorpa, Raphidia*), kurz sind sie bei den abends fliegenden *Myrmeleon* und *Chrysopa*. Der Querschnitt des Rhabdoms der Netzflügler zeigt meist einen sechsstrahligen Stern mit zentralem Hohlraum und einem sechsteiligen Bau als Zeichen der Entstehung aus ebenso vielen Sehzellen. Dem Rhabdom liegt zuweilen noch ein 7. Rhabdomer als kleine Erhebung an. Bei *Panorpa* sind alle 7 Rhabdomeren zu einem einheitlichen Stab mit rundem Querschnitt verschmolzen. *Raphidia ophiopsis* ist sehr merkwürdig, weil sie nach den Rhabdomen gleichzeitig ein Appositions- und ein Superpositionsauge besitzt: sie hat ein durch die ganze Länge der Retinula reichendes dünnes Hauptrhabdom, welches von 5 Sehzellen ausgeschieden wird, und ein kurzes dickes dreilappiges Nebenrhabdom in der Mitte der hier pigmentfreien Retinula, welches von 4 Sehzellen gebildet wird, von denen 2 zu jenen 5 gehören. Bei *Myrmeleon formicarius* erzeugt die 8. Zelle ein Nebenstäbchen, welches sich dem Hauptrhabdom anschmiegt. Bei manchen Käfern rückt die kleine Zelle als „Basalorgan" unter die Retinula und trägt ein kleines Rhabdomer, welches mit dem Rhabdom verwächst. Es macht dann den Eindruck, als ob das Rhabdom in diese Zelle hineinragt (**598**). Bei den Dipteren (**587**) fehlt die 8. Zelle ganz oder ist rudimentär. 8 gleich große Sehzellen sind charakteristisch für die Hymenopteren. Die 8 Kerne liegen

bei *Vespa* auf mittlerer Höhe des Ommas ungefähr in einer Ebene, bei anderen auf zwei oder drei Höhen verteilt. Nur bei Formiciden (*Camponotus* ♀) und Chalcididen (*Pteromalus*) liegen die Kerne auf ganz verschiedenen Höhen, und da die Zellen sehr dünn sind, springen sie dort, wo der Kern liegt, weit nach außen vor, so daß der Querschnitt unregelmäßig wird. Die Rhabdome der Insekten sind meist breit (585) und umschließen einen Kanal, der bei den eben erwähnten Gruppen noch ein zentrales Rhabdomer enthält. Bei Schmetterlingen und manchen andern Gruppen verschmelzen die Rhabdomere so fest, daß keine Teil-

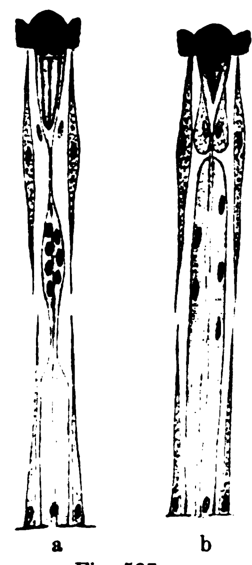


Fig. 597.

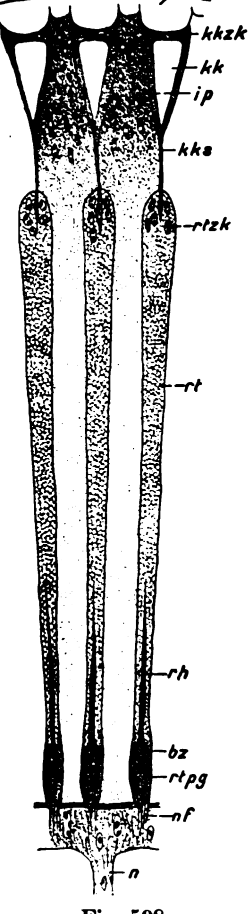


Fig. 598.

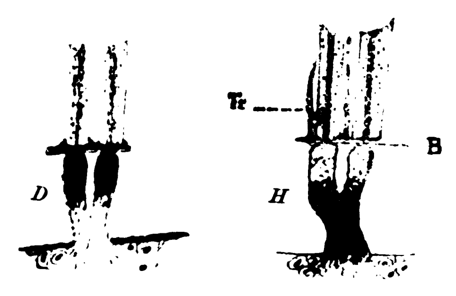


Fig. 599.

Fig. 597. Schematische Darstellung des Fazettenauges, a eines Nachtschmetterlings (Superpositionsauge), b eines Tagfalters (Appositionsauge). Nach JOHNAS.

Fig. 598. Längsschnitt durch 3 Ommen von *Dytiscus marginalis* nach GÜNTHER. *bz* Basalzelle, *cl* Corneallinse. *ip* Irispigment, *kk* Kristalkegel, *kks* Kristallkegelscheide (Hauptpigmentzellen), *kkzk* deren Kern, *n* Nerv, *nf* Nervenfaser, *rh* Rhabdom, *rt* Retina, *rtpg* deren Pigment, *rtzk* deren Kern.

Fig. 599. Proximales Ende der Retinula von *Vanessa urticae* nach DEMOLL. *D* Dunkelstellung, *H* Hellstellung, *B* Basalmembran, *Tr* Trachee.

linien auf den Schnitten zu erkennen sind. Bei den Fliegen (587) bilden die Rhabdomere meist schmale Längsrippen am Innensaum der

Sehzellen, und ihre distalen Enden treten zwischen die Kristallzellen (**586**). Stiftchensäume sind an den Rhabdomeren der Insekten nur selten (*Periplaneta*) deutlich zu erkennen. Die aus den Sehzellen austretenden Nervenfasern hängen durch drei Ganglien mit dem Gehirn zusammen (**590**, **594**).

Tracheen finden sich immer zwischen den Nervenfasern und dringen durch die Basalmembran hindurch in den proximalen Teil des Auges ein, wobei sie bei Wasserwanzen und Dipteren die Chitinspirale einbüßen. Bei Syrphiden, megalopteren Netzflüglern und manchen Schmetterlingen umhüllen sie die Ommen so dicht, daß sie vermutlich als Tapetum dienen und alle schief einfallenden Strahlen zum Rhabdom reflektieren. In demselben Sinne kann auch das gelbe Pigment in den Irisnebenpigmentzellen und oberhalb der Basalmembran bei manchen Orthopteren dienen. Das Leuchten der Augen der Nachtschmetterlinge in der Dunkelheit beruht auf dem vom Tapetum zurückgeworfenen Licht, welches aber nur in der Dunkelstellung des Pigments eintritt und daher bei Belichtung verschwindet.

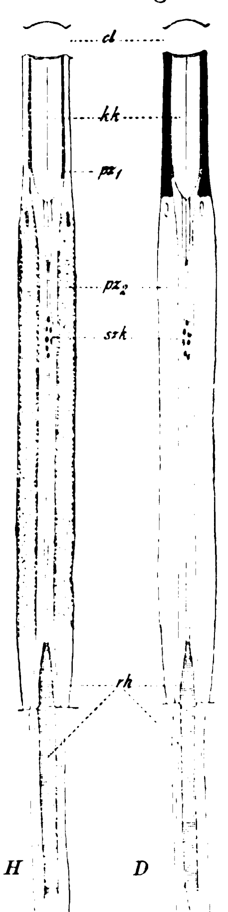


Fig. **600**. Hell- (*H*) und Dunkelstellung (*D*) im Omma einer Noctuide. *cl* Linse, *kk* Kristallkegel, pz_1 Hauptpigmentzelle, pz_2 Neben(Iris)pigmentzelle, welche irrtümlich so groß gezeichnet ist, daß sie auch die Retinapigmentzelle umfaßt. *szk* Kern der Sehzelle, *rh* Rhabdom, *nf* Nervenfasern. Nach Hess.

Pigmentwanderungen kommen in zweierlei Formen vor. Die meisten Fazettenaugen der Insekten sind Appositionsaugen (vgl. S. 586) und zeigen dann bei einigen Gruppen Verschiebungen des Farbstoffs, je nach der Belichtung nur in den Sehzellen oder in der Umgebung der Nervenfasern. Eine solche beschränkte Pigmentwanderung, durch welche das Auge seinen Charakter nicht wesentlich ändert, haben wir schon von *Forficula* (**585**) kennen gelernt. Sie ist auch nachgewiesen worden für eine Anzahl Tagfalter (*Vanessa, Thecla, Gonopteryx*), welche an Waldrändern und zwischen Gebüsch fliegen und daher häufig starken Lichtschwankungen ausgesetzt sind. In der Dunkelstellung (**599**) wandert das Pigment der Nervenfasern in die Tiefe, im Lichte rückt es an die Basalmembran heran und zwischen die Sehzellen. Diese Verschiebung vollzieht sich in wenigen Sekunden, wie sich mit dem Augenspiegel feststellen läßt. Demoll vermutet, daß in der Hellstellung keine Zerstreuungskreise entstehen und dadurch eine Ueberreizung der Rhabdome verhindert wird. Aber diese hängt doch in erster Linie von dem von vorn kommenden Licht ab. Ich sehe daher in der Lichtstellung das normale Verhalten, in der Dunkelstellung die besondere Anpassung, welche gestattet, daß reflektiertes Licht auf die Nachbarrhabdome geworfen wird zur Verstärkung der Reizempfindung. Es scheint ein roter Farbstoff als Sensibilisator vorhanden zu sein, da man mit dem Augenspiegel zuerst eine rote Farbe bemerkt, welche bald verschwindet.

Die zweite Form der Pigmentwanderung ist dieselbe, welche wir früher von den Krebsen kennen gelernt haben (s. S. 514); durch sie wird das Superpositionsauge bei Belichtung in ein Appositionsauge verwandelt, und wir beobachten sie daher überwiegend bei Arten, welche hauptsächlich in der Dunkelheit fliegen (Schwärmer, *Lampyris,* Wasserwanzen, Wasserkäfer, *Cetonia, Melolontha*) oder solchen, die von Nachttieren abstammen (*Macroglossa*). Die Angabe, daß sich dabei nur das Irispigment (**600**) verschiebt, bedarf der Nachprüfung, denn bei Wasserwanzen und sogar bei den Sonnenlicht liebenden Cicindelen sind Umlagerungen auch in den Retinapigmentzellen, in den Sehzellen und zwischen den Nervenfasern (Ephemeriden) beobachtet worden. Nachtschmetterlinge, welche dauernd im Dunkeln gehalten werden, zeigen trotzdem eine Pigmentwanderung, welche mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfällt, was vermuten läßt, daß nicht der direkte Lichtreiz, sondern ein nervöser Reiz die Verschiebung veranlaßt. Nach Demoll geht bei Nachtschmetterlingen ein dauernder Reiz zur Dunkelstellung vom Augenganglion oder Gehirn aus. Dieser Tonus kann aufgehoben werden durch Schlaf, daher jene Periodizität, oder auch durch Narkose und direkte Belichtung. Auch im Tode nimmt infolgedessen das Auge die Lichtstellung ein. Durch diese nervöse Auslösung wird es auch verständlich, daß die Augen sich gegenseitig beeinflussen: wird bei *Palaemon* das eine Auge verklebt, so zeigt dieses meist nicht vollständige Dunkelstellung und das andere nicht vollständige Lichtstellung.

Ich glaube nicht, daß man bezüglich des phyletischen Verhältnisses der Superpositions- und der Appositionsaugen eine feste Formel aufstellen kann. Bei Krebsen wie bei Insekten sind die niedrigsten Gruppen retinopigmentär (*Branchipus,* manche Cladoceren; *Lepisma,* Poduriden). Die Veränderungen lassen sich vermutlich durch folgendes Schema wiedergeben, obwohl die Frage noch wenig geklärt ist:

Crustacea: retinopig. ⟶ App. ⟶ Superp.
Insecta: retinopig. ⟶ Superp. ⟶ App.
↘ App. ⟶ Superp.

Unter den Krebsen treten schon früh zwei (Polyphemiden) oder mehr (*Apus*) interommäre Irispigmentzellen durch Verlängerung von Hypodermiszellen auf und erzeugen ein Appositionsauge. Indem der zuerst kleine Kristallkörper sich gegen das Rhabdom zu verlängert, entsteht bei manchen Boden- und Dunkelformen eine Lücke im Pigmentmantel, also ein Superpositionsauge. Manche Decapoden erreichen dasselbe durch fakultative Pigmentwanderung. Viele Insekten scheinen denselben Weg eingeschlagen zu haben, aber manche primitive Gruppen (Ephemeriden, Neuropteren, Coleopteren, Nachtschmetterlinge) haben Superpositionsaugen und sind daher wahrscheinlich erst später zu Appositionsaugen übergegangen, z. B. die Tagschmetterlinge.

Doppelaugen. Bei pelagischen Crustaceen (**501, 505, 516**) zerfällt das Fazettenauge (vgl. S. 515) nicht selten in zwei mehr oder weniger gesonderte Abschnitte: in ein dorsales, nach oben sehendes Stirn- oder Scheitelauge, und in ein ventrales, nach unten und nach der Seite sehendes Seitenauge. Ersteres mit seinen langen, wenig divergierenden Ommen ist leistungsfähiger und dient zum Suchen der Beute oder der Weibchen, letzteres mit kurzen, stark divergierenden Ommen sieht undeutlicher, hat aber ein größeres Gesichtsfeld und bemerkt jede ver-

dächtige Bewegung in der Umgebung. Dieselbe Erscheinung ist bei Insekten weit verbreitet, und es gibt alle Uebergänge von runden Augen zu vollständigen Doppelaugen. So hat unter den Käfern *Carabus* runde Augen, *Hydrophilus* ovale, bei den Cerambyciden ist der Vorderrand eingeschnitten, bei Scarabäiden ist die Zweiteilung durch eine mittlere Querleiste vorbereitet, welche bei *Ateuchus* u. a. zu zwei getrennten Augen führt. Solche finden sich auch bei der Cerambycide *Tetrops* und unter den Schwimmkäfern bei *Gyrinus,* dem Taumelkäfer, dessen unteres Auge etwas größer ist als das obere. — Weit verbreitet sind Doppelaugen bei den räuberischen Wasserwanzen in beiden Geschlechtern, und zwar ist bei *Notonecta glauca,* weil sie auf dem Rücken schwimmt, und bei *Hydrometra palustris,* die auf dem Wasserspiegel läuft, das Ventralauge das höher differenzierte, während bei den unter Wasser sich bewegenden *Ranatra, Nepa* und *Naucoris* es das Stirnauge ist. Die höhere Entwicklung kommt darin zum Ausdruck, daß die Ommen länger und breiter sind, weniger divergieren und viel mehr Pigment in den Retinapigmentzellen (**580**, **582** *rp*) führen, wodurch die Lichtstärke und Bildschärfe gesteigert werden. Für die äußerliche Betrachtung heben sich beide Augenregionen nicht voneinander ab. Sie unterscheiden sich am stärksten bei *Ranatra* und *Hydrometra,* weniger bei den andern Gattungen. — Auf noch höherer Stufe stehen die Doppelaugen vieler Fliegen und Ephemeriden, indem das Scheitelauge scharf abgesetzt ist von dem Ventralauge und dieses an Größe bedeutend übertrifft. Da es überwiegend nur bei Männchen gefunden wird, steht es im Dienste der Sexualität und spielt nur bei wenigen räuberischen Arten eine Rolle beim Nahrungserwerb. Bei den Dipteren finden wir die schon oben erwähnte Sonderung der Retina in eine dorsale und eine ventrale spiegelbildliche Hälfte (**588**), aus der sich nun in vielen Fällen Doppelaugen entwickelt haben, und zwar kommen alle Uebergänge von kaum sichtbarer Trennung (**601**) bis zu extremer Ausbildung vor (**589, 590**).

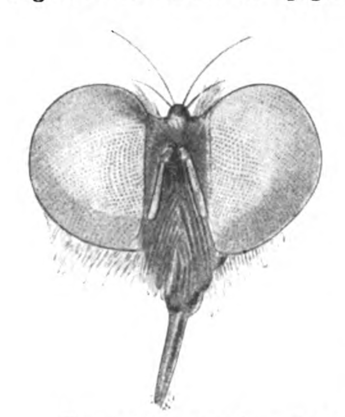


Fig. **601**. Vorderansicht des Kopfes der Raubfliege *Laphria flava* mit größeren Fazetten des Mittelfeldes der Augen. Nach Dietrich.

Wir treffen die Doppelaugen als rein männliche Merkmale an bei Stratiomyiden, Tabaniden, Bombyliden, einigen Syrphiden und unter den Mücken bei Simuliiden, Bibioniden; in beiden Geschlechtern bei den räuberischen Empiden und Asiliden. Es ist immer das dorsale Auge das stärker entwickelte, mit Ausnahme einiger Empiden (*Hilara, Rhamphomyia*), bei denen es das Ventralauge ist, weil die Männchen zur Paarungszeit über den Weibchen fliegen, und der Diopsiden, bei denen die vorderen Fazetten vergrößert sind. Das unveränderte Normalauge hat stets kleinere Fazetten, dunkleres Pigment, verkürzte Ommen mit starker Divergenz. Durch den letzteren Umstand wird es besonders geeignet, Bewegungen wahrzunehmen. Es gleicht dem Auge der Weibchen bei den Arten, deren Männchen allein Doppelaugen besitzen. Das differenziertere Auge, also in den meisten Fällen das Scheitelauge, hat größere und breitere Fazetten und Kegel,

ist also lichtstärker; die Ommen sind viel länger und divergieren weniger, wodurch die Bildschärfe gesteigert wird; außerdem enthalten sie merkwürdigerweise viel weniger und viel helleres Pigment, so daß sie sich vielfach durch ihre rote oder gelbe Farbe schon bei der Lupenbetrachtung von dem braunen oder schwarzen, meist viel kleineren Ventralauge scharf abheben (**589**). Die geringere Pigmentierung muß die Entstehung von Zerstreuungskreisen begünstigen, was wohl als eine Anpassung an das Schwärmen in der Dämmerung anzusehen ist. Die Stirnaugen sind manchmal (Bibioniden, *Simulium,* **590**) so riesig groß, daß sie in der Mitte des Scheitels zusammenstoßen, und unter ihnen liegt dann das kleine schwarze Normalauge. Bei einer amerikanischen Lidmücke, *Blepharocera capitata,* hat das Männchen Doppelaugen und die Weibchen sind dimorph: die eine Sorte hat ebenfalls Doppelaugen und saugt Blut, während die andere ohne Doppelaugen sich von Nektar nährt. Auf die histologischen Verhältnisse des Scheitelauges von *Simulium* (**590**, **591**) haben wir schon oben hingewiesen. — Die Doppelaugen der Ephemeriden, welche nur bei Männchen vorkommen, erinnern sehr an diejenigen der Dipteren. Sie liegen immer dorsal, weil die Weibchen beim Hochzeitsfluge in der Dämmerung über den Männchen auf und ab tanzen. Bei *Palingeria virgo* fehlt das Stirnauge, denn die Männchen scheinen sich zur Begattung auf die auf dem Wasser schwimmenden Weibchen herabzulassen. Bei *Baëtis* sind beide Augen äußerlich wenig voneinander abgesetzt, bei *Potamanthus* heben sich die helleren, sehr großen und in der Mediane zusammenstoßenden Scheitelaugen scharf ab von den viel kleineren schwarzen Normalaugen, und endlich bei *Cloë* (**594**) ist der Gegensatz noch größer: die Scheitelaugen springen wie ein Turban über die Normalaugen vor und werden daher als T u r b a n a u g e n bezeichnet. Es sind ausgesprochene Superpositionsaugen, da ein Gallertraum die Rhabdome weit nach hinten verlagert, während die Normalaugen den ursprünglichen Charakter als Appositionsaugen bewahrt haben. Bei *Potamanthus* sind beide Augen von letzterer Art, aber die proximalen Zweidrittel der Stirnaugen sind sehr stark von Tracheen durchsetzt. Unter den Neuropteren hat der räuberische *Ascalaphus macaronius* ein großes Stirn- und ein kleineres Seitenauge.

Rückbildung von Fazettenaugen oder vollständiges Fehlen derselben ist für viele Insekten der Dunkelfauna charakteristisch. So haben z. B. der in den Krainer Höhlen lebende Laufkäfer *Trechus* (*Anophthalmus*) *Bilimeki* und die in der Mammuthöhle von Kentucky lebende Heuschrecke *Raphidophora cavicola* die Augen ganz verloren. Bei der nicht nur in den Krainer Höhlen, sondern auch außerhalb derselben an dunklen Plätzen lebenden Heuschrecke *Troglophilus caviculus* sind noch Augen vorhanden, aber sie besitzen nur wenige stark verbreiterte Ommen. Interessant ist das Verhalten der Termiten. Wie schon hervorgehoben wurde, haben die Geschlechtstiere nach der letzten Häutung fertige Flügel und Fazettenaugen, vollführen einen Hochzeitsflug, der aber nur ein Brautflug ist, da er nicht zur Begattung führt, werfen dann die Flügel ab, kopulieren im Nest und bilden darauf die Augen zu einer ungeordneten Pigmentmasse zurück. Bei den primitiven Familien der Termiten besitzen auch die Arbeiter und Soldaten kleine Fazettenaugen. Bei *Hodotermes vagans* bestehen sie aus zirka 30 Ocellen mit großen Linsen und Kegeln, während die Sehzellen klein sind und, wie es scheint, der Rhabdome entbehren. Bei Verlust des



Königspaares können sich solche Arbeiter zu Geschlechtstieren weiter entwickeln, wobei sich die Augen vergrößern und Flügelstummel auftreten. Bei den Arbeitern der höheren Termitenfamilien sind die Augen auf einen Kernhaufen der Epidermis rückgebildet, an den aber noch ein Nerv herantritt. Die Rudimentation erfolgt hier, wie in so vielen Fällen, durch Hemmung der Ontogenie.

XI. Kapitel.

Morphologisch-physiologischer Ueberblick über die Augen der wirbellosen Tiere.

Die im Vorstehenden geschilderten Augen der wirbellosen Tiere sind von einer so erstaunlichen Mannigfaltigkeit, daß Exner sie in dem Vorwort seiner berühmten Abhandlung über das Fazettenauge als einen *Proteus* im Vergleich zum Auge der Wirbeltiere bezeichnet und meint, das letztere könne jeden langweilen, der den Reichtum der ersteren kennen gelernt habe. Um so mehr erscheint eine zusammenfassende Schilderung geboten. Die Vielgestaltigkeit dieser Sinnesorgane erklärt sich daraus, daß sie polyphyletischen Ursprungs sind, also in den verschiedensten Klassen und Ordnungen unabhängig voneinander aufgetreten sind, was nicht ausschließt, daß sie in jeder natürlichen Entwicklungsreihe ihre Besonderheiten bewahrt haben und also auch für die Beurteilung der Stammesgeschichte von Wert sind. Jedenfalls ist wohl kein Organ geeigneter, um Fälle von Konvergenz, von physiologisch bedingten Aehnlichkeiten, festzustellen, als das Auge der Wirbellosen. Diese Vielgestaltigkeit macht es unmöglich, die Augen nach einem einfachen Prinzip einzuteilen, sondern man muß, um zu einer befriedigenden Uebersicht zu gelangen, morphologische und physiologische Merkmale nebeneinander verwerten. Es gibt Augen mit und solche ohne Pigment, mit zugewandten und mit abgewandten Sehzellen, einfache und Komplexaugen, solche von flacher Gestalt, Becher- und Blasenaugen, solche, die nach dem Prinzip der Lochcamera gebaut sind und Linsenaugen, festsitzende und bewegliche usf. Nach ihren physiologischen Leistungen dienen sie zum Hell-, Dunkel-, Richtungs-, Bewegungs-, Entfernungs-, Bild- oder Farbensehen; Akkommodationseinrichtungen können vorhanden sein oder fehlen, kurz die Gegensätze sind unerschöpflich und werden oft bei nahen Verwandten, ja sogar in verschiedenen Augen desselben Tieres beobachtet.

Die Lage der Augen am Tierkörper wird verständlich nach den beiden Gesichtspunkten, daß sie dort ihren Sitz haben, wo sie am leichtesten vom Lichte getroffen werden und wo sie die Bewegungen des Tieres am besten kontrollieren können, denn dieses ist ihre Hauptaufgabe. Daher treffen wir sie bei radialen Tieren an der Peripherie des Körpers (Glockenrand der ocellaten Medusen, Armspitze der Seesterne) an. Bei Bilaterien finden sie sich überwiegend am Kopfende, weil dieses in der Bewegung vorangeht, und wenn nur zwei oder einige



wenige Augen vorhanden sind, sitzen sie immer hier, wenn auch zuweilen in merkwürdig versteckter Lage; so bei Mytiliden (**443**) an der Basis des vordersten inneren Kiemenpaares. Zuweilen erheben sie sich dabei über die Fläche des Kopfes und rücken dem Lichte möglichst entgegen: so auf den Kiemen mancher Röhrenwürmer (*Branchiomma,* **406**), auf den hinteren Tentakeln der Lungenschnecken und den Augenstielen der Malacostracen (**519**) und einiger Tiefseetintenfische (**458**). Wird die Zahl der Augen größer, so breiten sie sich über andere dem Lichte ausgesetzte Körperregionen aus: so bei manchen marinen Turbellarien (**392**) und namentlich bei Landstrudelwürmern (**391**) und -Nemertinen längs des Seitenrandes, bei Oncidien (**436**) und Chitonen (**441, 442**) über den Rücken, bei manchen Blutegeln auf den hinteren Saugnapf. Unter den Muscheln treffen wir bei den schwimmenden *Pecten-* und *Lima-* und den hüpfenden *Cardium-*Arten Augen in größerer Zahl auf kleinen Tentakeln des Mantelrandes an, aber auch eben dort bei der fast unbeweglichen Gattung *Arca,* bei der sie nur das rasche Schließen der Schalen vermitteln. Sehr merkwürdig und biologisch noch nicht aufgeklärt ist die Lage des Bauchauges des Palolowurms (**404**). Vielleicht schwimmen die Tiere beim Absetzen der Geschlechtszellen auf dem Rücken und werden durch die Augen der Wasseroberfläche zugeführt. Aus diesen Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß Augen an jeder dem Lichte ausgesetzten Körperstelle auftreten können, falls diese überhaupt lichtempfindlich ist. Sehr deutlich ist die enge Wechselbeziehung zwischen Beweglichkeit und dem Vorkommen von Augen. Je rascher ein Tier sich in bestimmter selbstgewählter Richtung laufend oder schwimmend bewegt, auf desto höherer Stufe pflegen die Sehorgane zu stehen. Fliegende Tiere ohne Augen sind überhaupt nicht bekannt. Viele Planktontiere hingegen, welche passiv umhergetrieben werden, entbehren der Augen (viele Medusen, alle Ctenophoren, Siphonophoren und Pteropoden). Umgekehrt sind sessile Tiere fast immer augenlos, so die Polypen der Cölenteren, die Bryozoen, Phoroniden und Ascidien (vgl. zu den letzteren S. 492). Die Tentakeln der Polypen, Seerosen und Korallentiere sind zwar sehr beweglich, aber sie bedürfen keiner Sehorgane, denn sie vermeiden nicht Berührungsreize, sondern sind zum Ergreifen der Nahrung auf sie angewiesen. Hingegen sind die zarten Kiemen der Sabelliden und Serpuliden mit Augen (**406, 407**) versehen, um jede Annäherung eines Gegenstandes durch Zurückziehen in die Röhre zu beantworten. Die frei umherschwimmenden Rädertiere besitzen im allgemeinen ein Gehirnauge und zuweilen auch zwei Seitenaugen. Von einigen Arten (*Oecistes socialis, Lacinularia socialis, Floscularia campanulata*) haben die Weibchen in der Jugend, solange sie umherschwimmen, Augen; später werden sie sessil und verlieren dann dieselben. Die an der Oberfläche des Meeres auf hoher See lebende Prosobranchiergattung *Janthina* heftet sich an ein von ihrem Fuß ausgeschiedenes Floß und hat im Zusammenhange damit die Augen fast vollständig verloren. Ebenso ist die in der Haut des *Palmipes-*Seesterns parasitisch lebende Schnecke *Mucronalia palmipedis* augenlos geworden, während andere Verwandte mit ähnlicher Lebensweise sie noch besitzen. Bei den Cirripedien erhält sich das Medianauge von der Naupliuslarve bis zum festsitzenden geschlechtsreifen Tier, während die zwei Komplexaugen beim Uebergange in das sessile Stadium abgeworfen werden. Auch unter den parasitischen Copepoden und Asseln (Bobyridae) sind manche Beispiele

bekannt, daß mit Aufgabe der freischwimmenden Lebensweise die Augen sich rückbilden. Ich habe oben (S. 563) an vielen Beispielen gezeigt, daß träge Insekten nur Fazettenaugen besitzen, während die rasch fliegenden oder springenden Arten außer diesen noch Punktaugen haben.

Aus den angegebenen Tatsachen darf nicht der Schluß gezogen werden, daß fast alle gut beweglichen Tiere mit Augen ausgerüstet sind. Der augenlose Zustand ist der ursprüngliche, und daher gibt es viele niedere Tiere, welche sich bei ihren Ortsbewegungen nur durch das Tast- oder Riechvermögen oder durch Hautlichtempfindlichkeit leiten lassen. Unter den Echinodermen finden sich Sehorgane nur bei den Seesternen, wahrscheinlich weil bei den übrigen die zahlreichen Füßchen und bei manchen auch die Hautlichtempfindlichkeit zur Orientierung ausreichen. Viele Turbellarien sind ohne Augen; sie treten bei ihnen zuerst in der Zweizahl am Gehirn auf und werden dann allmählich immer zahlreicher. Bei den Anneliden hat zwar die freischwimmende *Trochophora*-Larve fast immer zwei Augen auf der Scheitelplatte, auch wenn die ausgebildeten Würmer augenlos sind, weil sie im Sand, Schlamm oder Gestein leben. Wie weit ein Orientierungsvermögen auch ohne Augen sich entwickeln kann, zeigen uns gewisse tropische Raubameisen aus den Gattungen *Dorylus, Aenictus* und *Eciton*, deren Arbeiter weite Wanderungen ausführen.

Rückbildung bei Lichtmangel. Daß die Augen sich rückbilden und schließlich verschwinden, wenn Tiere als Parasiten, Höhlen- oder Tiefseebewohner zu Dunkelformen werden, erscheint den meisten Biologen als etwas Selbstverständliches, und doch liegt hierin einer der besten Beweise für die so oft bestrittene und als unmöglich hingestellte Vererbung erworbener Eigenschaften. Wir können diese Rückbildung Schritt für Schritt verfolgen (vgl. Register unter Rudimentation), und da die Augen zu indifferenten Organen werden, die weder nützlich noch schädlich sind, sobald sie durch Einwanderung in eine lichtlose Region ausgeschaltet sind, so ist nicht einzusehen, wie die Selektion zufälliger Minusvariationen die allmähliche Rückbildung veranlaßt haben sollte, denn die ebenso häufigen Plusvariationen müssen ihnen entgegenwirken. Es bleibt also nur die Erklärung, daß die infolge des Lichtmangels eingetretene Rückbildung der Augen einen hemmenden Einfluß auf die Erbfaktoren derselben ausgeübt hat. Ist die Einwanderung erst vor kurzer Zeit erfolgt, so können noch normale oder fast normale Augen vorhanden sein, so bei dem in der Harnblase des Frosches lebenden Saugwurm *Polystomum integerrimum*, bei der in *Bonellia* schmarotzenden Eunicide *Oligognathus bonelliae* und bei manchen in der Haut von Seesternen lebenden Schnecken. Ectoparasiten (*Temnocephala, Tristomum*, Blutegel) verlieren die Augen nicht, da sie ja dem Lichte ausgesetzt bleiben, und dasselbe gilt auch für die in der durchsichtigen *Cydippe* hausende *Alciopina parasitica.* Man sieht hieraus, daß nicht der Parasitismus als solcher, sondern nur der Lichtmangel die Rückbildung verursacht.

Die Verschiedenartigkeit der Augen eines Tieres sowohl im Bau wie in den Leistungen ist eine bei den Wirbellosen weit verbreitete Erscheinung. Sie erscheint zunächst um so auffälliger, als sich bei den Wirbeltieren kein Gegenstück findet, denn die Stirnaugen der letzteren sind funktionslose Rudimente, kommen also für das Sehen nicht mehr in Betracht. Dieser Mangel wird bei den Vertebraten ausgeglichen durch komplizierteren Bau und größere Leistungsfähigkeit des Auges

welches fast immer allen Anforderungen (Unterscheidung verschiedener Lichtintensitäten, Entfernungen, Richtungen, Formen, Farben) genügt. Bei den Wirbellosen aber handelt es sich um sehr verschiedenartige, nebeneinander funktionierende Sehorgane, zu deren Erklärung verschiedene Gesichtspunkte herangezogen werden müssen. Bei den Krebsen ist das Medianauge wegen seiner Lage am Gehirn und wegen der abgewandten Sehzellen als ein Erbteil der *Trochophora*-Larve der Anneliden, welche zum Nauplius wurde, anzusehen. Es hat sich erhalten und in 3 oder 4 Portionen gespalten, um Hell und Dunkel zu unterscheiden und um Licht von verschiedenen Richtungen her wahrzunehmen (**478, 482**), während aus der Verschmelzung neu entstandener, seitlicher Ocellen das Fazettenauge der Krebse zum Sehen von Gegenständen und Bewegungen sich entwickelte. In andern Fällen dürfen wir die Verschiedenartigkeit der Augen auf eine verschiedene phyletische Entwicklungshöhe zurückführen. So stehen bei *Charybdaea* die kleinen Augen des Randkörpers (**383**) noch auf der Stufe des Augenbechers, während die großen (**384**) schon zu Blasenaugen mit Linse geworden sind; bei *Aurelia* (**96**) finden wir das Dorsalauge des Randkörpers in Form eines epithelialen Pigmentflecks, während das ventrale die Stufe eines Pigmentbechers erreicht hat. Die Komplexaugen der Insekten sind aus den Ocellen durch weitere Differenzierung und Verschmelzung hervorgegangen. Die Punktaugen dienen zum Sehen in der nächsten Nähe, während jene mehr zum Erkennen von Bewegungen und entfernten Gegenständen eingerichtet sind. Dasselbe gilt für die Linsenaugen (**556**) und für die Fazettenaugen von *Limulus* (**553, 554**). In eine dritte Gruppe können wir solche Fälle vereinigen, in denen die Augen nur wenig voneinander abweichen, aber sich verschiedenen Bedürfnissen angepaßt haben: so dienen bei Skorpionen und Pedipalpen die Hauptaugen (**547**) vermutlich zum Fernsehen, die Seitenaugen (**545**) zum Nahsehen; bei den Araneen vermitteln die letzteren das Sehen nach verschiedenen Richtungen (**538**) und vielleicht auch die Hauptaugen das Erkennen im Hellen, die Nebenaugen dasjenige im Dunkeln. Wieder anders ist die Erscheinung, welche bei einer Anzahl pelagischer Krebse (**501, 505, 516**) und bei vielen Insekten (Wasserwanzen, Ephemeriden (**594**), Dipteren (**589**) beobachtet wird, daß nämlich ein Fazettenauge in zwei mehr oder weniger von einander abgesetzte Portionen zerfällt, in ein Stirnauge mit langen Ommen zum deutlichen Sehen auf engem Gebiet und in ein Seitenauge mit kurzen mehr divergierenden Ommen zum Sehen von Bewegungen und zur Ausbreitung des Gesichtsfeldes. Endlich können zu den ursprünglichen Kopfaugen an ganz anderen Körperstellen Sehorgane als Neubildung hinzukommen: so die Rückenaugen der Oncidien (**436**) und Chitonen (**441**), um dem Tiere den Weg in die Flachwasserzone zu zeigen, die Kiemenaugen von Röhrenwürmern (**406, 407**) zum Schutze vor Berührungen und die Bauchaugen des Palolowurms (**404, 409**), um den geschlechtsreifen hinteren Körperenden die Richtung zur Wasseroberfläche anzudeuten.

Die Größe der Augen schwankt bei den verschiedenen wirbellosen Tieren außerordentlich, und es finden sich alle Uebergänge von den mikroskopisch kleinen Ocelli vieler Würmer bis zu dem 37 cm im Durchmesser betragenden Auge eines zehnfüßigen Riesentintenfisches mit 10 m langen Armen und schätzungsweise $3^1/_2$ m Körperlänge. Es würde aber keinen Sinn haben, eine solche Skala aufzustellen, denn aus der Größe der Augen folgt noch nicht, daß sie sehr leistungsfähig

sind oder im Leben des Tieres eine besondere Rolle spielen. So finden wir unter den Copepoden in der Gattung *Copilia* (**494**) ein Auge, welches sich durch den halben Körper erstreckt, aber nur wenige Sehzellen aufweist und daher sicherlich nicht sehr scharf sieht. Im allgemeinen freilich werden große Augen mehr leisten als kleine, namentlich wenn Tiere derselben Gruppe miteinander verglichen werden. Es ergibt sich dann stets eine Beziehung zur Lebensweise. So ist bei den zehnfüßigen Tintenfischen, welche pelagische Räuber sind, die größte Augenachse meist noch größer als $^1/_{10}$ der Körperlänge (bei *Sepiola rondeleti* [**451**] sogar gleich $^3/_{10}$ derselben), während sie bei den am Boden lebenden Achtfüßern $^1/_{20}$—$^1/_{30}$ beträgt. Besonders große und leistungsfähige Augen finden sich erstens bei sehr beweglichen Tieren, zweitens bei räuberischer Lebensweise und drittens bei Dunkelformen. Bezüglich des Einflusses der Beweglichkeit auf das Auftreten von Ocellen bei geflügelten und ihr Fehlen bei ungeflügelten Insekten vgl. der Leser das S. 563 Gesagte und hinsichtlich der Fazettenaugen S. 578. Besonders lehrreich ist das Beispiel der Geschlechtstiere der Termiten, deren Augen nur während der kurzen Zeit des Hochzeitsfluges benutzt werden. Nach demselben werfen sie die Flügel ab, und dann beginnt auch bald die Degeneration der Augen. Die von Ast zu Ast springende brasilianische Ameise *Gigantiops destructor* besitzt enorm große Augen. Beispiele von Raubtieren mit besonders großen Augen sind unter den Würmern die Alciopiden (**402**), unter den Mollusken die Heteropoden (**431**, **334**) und decapoden Tintenfische (**451**), unter den Krebsen *Bythotrephes* (**501**), *Leptodora* (**259**) und andere Daphniden, Phronimiden (**505**) und *Squilla*, unter den Insekten *Mantis*, Libellen, Raubfliegen (**601**) und Wasserwanzen, unter den Spinnentieren *Salticus* (**538 a**, **543**). Der Lichtmangel hat bei vielen Tiefseekrebsen (**504**, **506**, **516**, **518**) und Tiefseetintenfischen (**458**—**460**) zu einer bedeutenden Vergrößerung des Auges geführt, ebenso bei manchen männlichen Dipteren (**589**) und Ephemeriden (**594**), welche in der Dämmerung ihren Hochzeitsflug ausführen.

Besonders große Augen neigen häufig dazu, statt der Kugelgestalt eine Röhrenform anzunehmen und werden dann als **Teleskopaugen** bezeichnet. Die Linse derselben liegt in beträchtlichem Abstand von der Retina und pflegt sehr groß zu sein, denn mit der größeren Brennweite wird das Bild einer Linse lichtschwächer, und dieser Nachteil kann nur durch die Größe derselben ausgeglichen werden. Es handelt sich also um Augen zum Sehen in der Nähe mit möglichst hellen Bildern, wie sie namentlich solchen pelagischen Räubern, die in der Dunkelheit ihrer Beute nachgehen, von Vorteil sein werden: Heteropoden (**431**, **434**), Tiefseetintenfische (**459**, **460**) und Tiefseefische. Ein solches Auge stellt gleichsam einen röhrenförmigen Ausschnitt aus einem großen kugeligen Auge dar und beansprucht daher weniger Platz und Material. Dieser Vorteil kann aber auch von Tieren, die im Lichte auf Raub ausgehen, ausgenutzt werden, so bei den großen Ocellen der Springspinnen (*Salticus*, **543**) und bei den Copepoden *Miracia* (**491**) und *Copilia* (**495**). Im Fazettenauge wird das Bild um so heller, je breiter die Linse und je länger daher die Ommen sind. Die langen Stirnaugen vieler Dämmerungskrebse (**501**, **505**, **516**, **518**) und -Insekten (**590**, **594**) sind eine Parallelerscheinung zu den Teleskopaugen mit Linsen und unterscheiden sich von ihnen nur dadurch, daß in der Regel ein Teil des Auges, das sog. Seitenauge, noch seine ursprüngliche Beschaffenheit mit kürzeren, mehr divergierenden Ommen beibehält. Dagegen hat das langgestreckte Auge mancher Blutegel (**421**) wohl nur

den Zweck, möglichst viele Sehzellen den aus bestimmter Richtung kommenden Strahlen auszusetzen, um eine Verstärkung der Reizempfindung zu bewirken.

Beweglichkeit der Augen. Je beweglicher das Auge ist, desto rascher kann es in die gewünschte Blickrichtung eingestellt und sein Sehfeld gleichsam durch Abtasten der Umgebung vergrößert werden. Die Augen der Wirbellosen sind hierfür im allgemeinen wenig günstig, denn sie liegen als flache Pigmentflecke, Becher- oder Blasenaugen und bei den Gliederfüßlern als Ocellen oder Fazettenaugen so fest in der Haut oder dicht unter ihr, daß sie nicht selbständig bewegt werden können. Um diesen Uebelstand zu beseitigen, haben sich ganz verschiedene Einrichtungen entwickelt, teilweise in gleicher Form als konvergente Bildungen bei systematisch weit voneinander stehenden Gruppen. So finden wir bewegliche Augenstiele bei manchen Tiefseetintenfischen (**458**) und Fischen, welche das sehr kurzsichtige Auge dicht an den durch Leuchtorgane belichteten Gegenstand heranbringen können. Unter den Entomostracen haben *Branchipus* und *Artemia* bewegliche Augenstiele, und unter den Malacostracen *Nebalia,* die Schizopoden, Decapoden und Stomatopoden. Ja, es kommt sogar vor, daß das Auge an der Spitze des Stiels noch einmal wieder beweglich abgesetzt ist (**519**). Die Verlagerung des Auges auf die Spitze des zweiten Fühlers bei den Pulmonaten und auf die kleinen Tentakel am Mantelrande von *Pecten* und *Cardium* dient demselben Zwecke. Dagegen haben die Rückenpapillen der Oncidien wohl die Aufgabe, die Sehorgane über die häufig ganz mit Schlamm bedeckte Rückenfläche zu erheben. Wenn das Auge nicht ganz fest in der Haut sitzt, so kann es durch besondere Muskeln bewegt werden. So bei der Copepode *Labidocera* (**493**), bei Wassermilben (**537**) und den Ocellen mancher Spinnen (**542**), deren Haut ja ziemlich weich ist. Die springenden *Salticus*-Arten besitzen sogar 6 Paar solcher Muskeln und können damit wahrscheinlich den Gegenstand genau fixieren. Bei den Cladoceren liegt das riesige Auge in weicher Umgebung und kann durch jederseits drei Muskeln (**500**) nach den verschiedenen Richtungen eingestellt werden. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Heteropoden. Bei den Tintenfischen (**453** D) ragt das Auge in eine tiefe Hauttasche (Orbita) hinein und kann in dieser durch eine Anzahl Muskeln bewegt werden. Endlich ist der Kopf mancher räuberischer Insekten (Asiliden, Libellen) sehr beweglich mitsamt den Augen und kann nach beiden Seiten um 90° gedreht werden.

Morphologische Einteilung der Augen der Wirbellosen.

Der wesentlichste Bestandteil der Augen sind die Sehzellen, denn diese nehmen die Aetherenergie auf und verwandeln sie in Nervenerregung, welche durch den Sehnerven weiter geleitet wird. Alle übrigen Teile: Pigment, Linsen und andere dioptrische Apparate, Irisblenden, Schutzhüllen, Lider, Drüsen, Muskeln u. a. sind sekundäre Beigaben zur Erhöhung der Leistungsfähigkeit und können daher auch fehlen. In der nachstehenden Uebersicht folge ich in erster Linie HESSE (1902, S. 620). Sie läßt die in der Phylogenie der verschiedensten Gruppen wiederkehrende Reihe Flachauge, Becherauge, Blasenauge deutlich erkennen und geht aus von den Sehzellen.

I. Sehzellen mit Phaosomen (ohne Stäbchen), in oder unter der Epidermis:

Lumbriciden, Naiden (**417**, **418**), Hirudineen (**419**—**421**), vielleicht bei Salpen (**471**), in den CLAUSschen Organen der Copepoden (**480**) u. a.

II. Sehzellen mit äußeren oder inneren Fibrillenenden (Stiftchen, Stäbchen).

A. **Subepidermalaugen** unter der Epidermis: 1. mit abgewandten Sehzellen und meist mit Pigmentbecher:

entodermal. Pigmentbecher mit ectodermal. Sehzellen: Leptomeduse *Tiaropsis*, Scyphomeduse *Aurelia* (**96**).

Pigmentbecher der Trochophoratiere: Turbellarien (**393, 394**), Trematoden, Nemertinen (**398**), Nematoden, Anneliden (**403 408**), Rädertiere, Trochophoralarven. Bei Landplanarien (**396**) und Landnemertinen (**399**) schließt sich zuweilen der Becher, und die Sehzellen werden teilweise revertiert. Augengruppe der Chätognaten (**423**).

Medianauge der Entomostracen und Zoëen (**478** ff.).

Ocellen von *Chironomus*-Larven.

Rückenmarksaugen des *Amphioxus* (**475**). Gehirnauge der Salpen, Pyrosomen (**466, 473**), bei Kettenformen als Augengruppe.

Rückenaugen der Oncidien (**438**) mit mesod. Linse und Pigmentbecher.

Schalenauge von *Callochiton*.

Mantelaugen von *Cardium* (**446**) mit einer, von *Pecten* (**447**), *Spondylus* mit zwei Schichten Sehzellen.

2. mit zugewandten Sehzellen:

Gehirnauge der Ascidienlarve (**474**).

B. **Epidermalaugen.** Im Zusammenhang mit der Epidermis.

1. Einfache zugewandte Augen.

a) Flach- oder Scheibenaugen →	b) Becher- oder Grubenaugen →	c) Blasenaugen
Medusen: *Aurelia* (**96**), *Catablema* (**379**) ohne Linse; *Nausithoë* (**381**) mit Linse	*Charybdaea*, Seitenaugen (**383**)	*Charybdaea*, Medianaugen mit Linse (**384**)
Seesterne: *Astropecten* (387 A)	*Astropecten* (B) ohne, *Asterias* (C) mit Linse	—
Turbellarien: *Aulaurina*, *Microstomum*	—	—
Anneliden: Eunice viridis (**409**)	*Ranzania* (**412** A), *Syllis* (B) ohne Linse *Phyllodoce* (**413**) mit Linse	*Nereis* (**412** C) ohne Linse, *Alciopa* (**414**) mit Linse
Mollusken: Schalenauge von *Tonicia* (**10**)	Schalenauge v. *Schizochiton* (**440**), *Patella*, *Haliotis* (**424** A, B) Mytiliden (**443**), *Lima* (**444**) *Nautilus* (**448**)	*Fissurella*, *Turbo* ohne Linse meiste Gastropoden mit Linse (**424** C) dibranch. Cephalopoden mit zweiteiliger Linse (**456, 457**)
Arthropodenocellen: *Machilis* (**617**), *Orchesella* (**616**)	Myriopoden (**530, 532**), Arachnoiden (**537—552**), *Limulus* (**556**), Insekten (**564—572**)[1]	*Peripatus*

2. Einfache abgewandte Augen.

a)	b)	c)
—	Seitenocellen der Arachnoiden (**544, 551, 552**) und Pantopoden (**557**)	—

3. Komplexe zugewandte Augen.

a)	b)	c)
Röhrenwürmer: *Branchiomma* (**407, 410**) Muscheln: *Arca* (**445**), *Pectunculus*	Myriopoden: *Scutigera* (**533**) *Limulus* (**553, 554**) Krebse (**502** ff.) Insekten (**580** ff.)	—

1) Der Becher geht bei allen diesen Abteilungen nicht aus einer Einstülpung, sondern aus einer Verdickung der Epidermis hervor. Ferner sind die Hauptaugen der Araneen (**540**), Skorpione (**547**) und Pedipalpen sekundär zugewandt, könnten also auch unter 2 aufgeführt werden.

Die Uebersicht läßt die erstaunliche Mannigfaltigkeit der Augen deutlich erkennen; trotzdem sind nicht alle Möglichkeiten erschöpft. Es fehlen z. B. komplexe abgewandte Epidermalaugen, obwohl sie physiologisch sehr gut wirken könnten.

I. Die Sehzellen mit Phaosomen sind nur von Oligochäten und Hirudineen genauer bekannt. Diese glänzenden weichen Binnenkörper können in einer Zelle in mehrfacher Zahl auftreten, sehr verschiedene Gestalt zeigen und unter Umständen miteinander verschmelzen. Die radiäre Streifung an der Peripherie (**419**) könnte einem Stiftchensaum entsprechen, wenn ein Zusammenhang mit Neurofibrillen bestände. Aber dieser scheint zu fehlen. Daher halte ich sie vorläufig für dioptrische Apparate, die durch ihre Lichtbrechung das umgebende Protoplasma erregen. Derartige Sehzellen können einzeln oder in Gruppen, allein oder in Verbindung mit Pigmentzellen auftreten. In den Haupt- und Nebenaugen der Kettenformen der Salpen sind ähnliche Gebilde beobachtet worden. Ferner hat man ähnliche glänzende Binnenkörper in Sehzellen mit Stäbchen gefunden, so bei *Nautilus* (**449**), *Eucalanus* (**481**), *Limnadia* (**486**), Ostracoden (**487**), aber es ist noch nicht erwiesen, daß es sich in diesen Fällen um mehr als irgendwelche Stoffwechselprodukte handelt.

II. Die ganz überwiegende Zahl der Augen der Wirbellosen hat **Sehzellen mit Stiftchen,** welche frei nach außen hervorragen oder im Innern der Zelle liegen. Ueber ihre Verschiedenheiten im einzelnen s. S. 605.

A. Subepidermale Augen.

1. Abgewandte Pigmentbecherocellen.

Die erste Untergruppe von Augen mit abgewandten Sehzellen und subepidermaler Lage enthält eine große Anzahl konvergenter Bildungen, ein Zeichen, daß die Natur überall unter einer durchsichtigen Haut solche Sehorgane erzeugen kann, da im Mesoderm der verschiedensten Tiergruppen Pigmentzellen und zerstreute Ganglienzellen vorkommen. Nur bei den Trochophoratieren scheint der Pigmentbecherocellus auf Vererbung zu beruhen und sich über die Anneliden bis zum Medianauge der Krebse und bis zu den Sagitten erhalten zu haben. Das Auge besteht immer aus einem ein- oder mehrzelligen Pigmentbecher, in den sich die Sehzellen ohne epitheliale Anordnung einsenken (**393, 394, 408, 475**). Zuweilen legt sich eine Linse davor, die aus einigen wenigen Zellen (Ostracoden, **487**; Oncidien, **438**) oder aus einem Haufen derselben (*Cardium, Pecten,* **446, 447**) oder einer cuticularen Verdickung (Pontelliden, **489**) bestehen kann. Derartige Augen haben eine Neigung, zu mehreren eine fest vereinigte Gruppe zu bilden (Chätognathen, **423**; *Temnocephala,* **397**; Medianauge der Krebse; Kettenformen der Salpen, **469**) oder in sehr großer Anzahl nebeneinander aufzutreten (**386, 390, 392, 436, 446, 447, 475**). Indem nun die vielen Becher in bestimmter Weise ihre Oeffnungen nach verschiedenen Richtungen kehren, werden sie zum Richtungssehen besonders geeignet. Die Sehzellen enden an ihrem, dem Pigment zugekehrten Saum mit Stiftchen, nur im Medianauge der Krebse (**486 ff.**) und bei den Salpen liegen zwischen zwei Sehzellen cuticulare Verdickungen, welche wohl, ähnlich wie die Rhabdome, aus der Verschmelzung von Stiftchen hervorgegangen sind. In einigen Augen hat sich das invertierte Becherauge zu besonderer Höhe entwickelt durch Vermehrung der Sehzellen und sonstige Einrichtungen.

So hat sich bei Landturbellarien (**396**) und Landnemertinen (**399**) der Pigmentbecher zu einer Blase geschlossen, welche in ihrem Innern die sehr verlängerten Stäbchen umschließt, während die Sehzellen außerhalb liegen. Bei manchen Oncidien (**438**) haben sich die Sehzellen zu einem Epithel aneinander geschlossen, welches vom Opticus durchbrochen wird, so daß an dieser Stelle wie bei den Wirbeltieren ein blinder Fleck entstanden ist. Die höchste Ausbildungsstufe erreicht der invertierte Becherocellus in den Mantelaugen von *Cardium* (**446**) und *Pecten* (**447**), indem die Sehzellen gegen ein Tapetum gerichtet sind, welches die Lichtstrahlen zurückwirft und so die Reizempfindlichkeit verstärkt. Die Rückenaugen der Oncidien und diese Muschelaugen sind weiter dadurch bemerkenswert, daß sich das an sich subepidermale Auge so eng an die Oberhaut anlegt, daß diese als Cornea zu einem Teil des Sehorgans wird. Es liegt also darin ein Uebergang zur Gruppe B vor. Bei gewissen Ringelwürmern (**403**) liegt ein Teil der Pigmentbecher in der Epidermis, was ich als eine sekundäre Verlagerung nach außen auffasse, denn die meisten Augen liegen im Gehirn. Da die Gehirnzellen aus dem Ectoderm hervorgehen, kann jener Zustand durch eine ontogenetische Hemmung entstehen.

B. Epidermale Augen.

Diese Augen stehen in direktem Zusammenhang mit der Oberhaut, welche als Cornea, Retina oder als Linse sich am Aufbau des Sehorgans beteiligt. Hierher gehört die große Mehrzahl der wirbellosen Tiere, deren Augen ferner überwiegend in die erste Untergruppe fallen.

1. Einfache zugewandte Augen.

Das phyletische Ausgangsstadium, das **Flachauge,** dessen Sehzellen in der Epidermis liegen, hat sich, wie aus der Uebersicht hervorgeht, verhältnismäßig selten erhalten, sehr wahrscheinlich, weil es leicht verletzlich und wohl nur zur Hell- und Dunkelunterscheidung geeignet ist; wenn Linsen hinzu kommen, so müssen sie Bildungen der Cuticula sein (**381, 409**). Bei den Schalenaugen der Chitonen (**10**) liegt der höchst eigenartige Fall vor, daß das Mantelepithel sich in Gestalt dünner Stränge durch die dicke Schale bis zu deren Oberfläche fortsetzt und hier Tastapparate (Makrästheten) bildet, die wohl zugleich lichtempfindlich waren wie der Mantel und aus denen die Sehorgane geworden sind. Dabei ist die Linse aus der Scheitelkappe des Aestheten hervorgegangen.

Die **Becher-** oder **Grubenaugen** sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit trotz ihres so einfachen Baus. Wenn eine Linse fehlt, so ist die Oeffnung selten weit (*Astropecten*, **387** B, *Patella*, **424** A), meist besitzt sie eine enge Mündung (*Haliotis*, **424** B, Ringelwürmer, **412**, **413**) und wird dadurch geeigneter im Richtungs- und Bewegungssehen, denn ein leuchtender Körper wird seine Strahlen nur auf eine kleine Stelle der Netzhaut werfen und diese wird sich mit der Bewegung verschieben. Liegt dagegen eine Linse vor dem Becher, so pflegt der Eingang weit zu sein (*Schizochiton*, **440**, Ocellen der Tracheaten), um die Linse in ihrer ganzen Breite auszunutzen. Maßgebend ist weniger die Weite der Einstülpungsöffnung, als diejenige der Pigmentpupille. Bei *Phyllodoce* (**413**) ist jene sehr eng, was sehr unpraktisch wäre, aber diese ist viel weiter, und die vor der Linse liegenden Epithelien sind so durchsichtig, daß sie das Licht nicht aufhalten. In seltenen Fällen (*Nereis pelagica* und besonders bei *Nautilus* [**448**]) ist



die Oeffnung so schmal, daß sie nach dem Prinzip der Lochcamera ein Bild auf der Netzhaut entwerfen kann, wenigstens der Theorie nach. Wirklich beobachtet ist ein solches Bild noch nicht. *Nautilus* ist die einzigste Form, welche einen Sphincter besitzt zum Regulieren der Pupille. Daher ist es nicht unwahrscheinlich, daß das Tier durch starke Kontraktion derselben die bildentwerfende Linse der übrigen Tintenfische ersetzt. Um das Eindringen von Schmutz zu verhindern, wird der Hohlraum des Becherauges bei Mollusken und Würmern erfüllt von einer schleimigen oder gallertigen Sekretmasse (Emplem, Glaskörper), welche homogen oder auch fädig (*Syllis*, **412** B) aussieht. Nur bei den Patellen ist die weiche Grube nicht vollständig ausgefüllt, sondern enthält eine niedrige Sekretschicht. Die Füllmasse wird ausgeschieden entweder von vielen Stützzellen der Retina, welche zwischen den Sehzellen stehen und häufig auch die Träger des Pigments sind oder auch von besonderen Drüsen. So besitzt *Phyllodoce* (**413**) eine große Drüsenzelle, und bei Alciopiden entsteht der Glaskörper (**414** *sekr*) durch eine sehr große Zelle, während die dahinter liegende weiche Füllmasse (*fm*) von den Stützzellen abgesondert wird. Die in den Becheraugen der Würmer und Mollusken auftretenden Linsen sind festere Partien der Füllmasse (**424** C, **428**), so daß es zuweilen kaum zu entscheiden ist, ob man solche Bildungen als Glaskörper oder als Linse ansehen oder ob man beide Bildungen nebeneinander unterscheiden soll. Dies gilt z. B. für das Auge von *Helix* (**426**). In den Ocellen der Tracheaten, welche ebenfalls als Becheraugen aufzufassen sind, fehlt ein Emplem, d. h. eine durchsichtige Sekretmasse, denn der sog. Glaskörper wird aus den hellen Zellen gebildet, welche zugleich die Linse ausscheiden und daher die direkte Fortsetzung der Epidermiszellen sind (**540** ff.). Diese Zellen können unter Umständen so weich werden, daß sie wie eine Sekretmasse erscheinen (*Salticus*, **543** Gl_2). Eine Ausnahme macht nur das Larvenauge von *Dytiscus* (**572**), welches zwischen den Glaskörperzellen eine besondere Sekretmasse (*gk*) aufweist. Ebenso scheint die Linse der Wassermilben der *Curvipes*-Gruppe (**537**) ein Produkt der umgebenden Zellen zu sein. — Die Wand des Augenbechers ist dunkel pigmentiert, damit nur das von vorn hinein fallende Licht die Sehzellen reizen kann. Das Pigment dient also zum Richtungssehen. Es liegt entweder in den Sehzellen selbst, welche dann als autochrom bezeichnet werden (Seesterne [**387**], *Alciopa* [**414**] und andere Würmer, viele Mollusken, Ocellen von *Scolopendra* [**530**], *Helophilus* [**575**], *Myrmeleon*-Larve [**573**]), oder noch häufiger findet es sich in besonderen Pigment- oder Stützzellen zwischen den Sehzellen oder um sie herum. Man spricht dann von exochromen Sehzellen. Als dritte Möglichkeit finden wir Pigment in allen Zellen der Retina, Sehzellen wie Stützzellen. Nahe Verwandte können in dieser Hinsicht verschieden sein, wie aus der S. 459 gegebenen Uebersicht hervorgeht.

Die **Blasenaugen** schließen sich in den meisten Verhältnissen so nahe an die Becheraugen an, daß sie hier nicht näher geschildert zu werden brauchen. Unter den Arthropoden ist diese höchste Stufe nur einmal, bei *Peripatus*, erreicht worden, welcher sich in dieser Hinsicht eng an die Anneliden anschließt und wie diese eine weiche, nur von dünner Cuticula bedeckte Haut besitzt, welche den Becher zur Blase fortbilden konnte. Bei den Tracheaten hingegen entwickelte sich aus der dicken Chitinhaut die Linse des Becherocellus, und damit war die



Möglichkeit der Umwandlung in ein Blasenauge genommen. Die Verschiedenartigkeit der Blasenaugen kommt namentlich in dem Fehlen oder Vorhandensein einer Linse, ferner in der Größe und in der Entstehungsweise derselben zum Ausdruck. Während sie bei Würmern und Gastropoden aus dem verdichteten Kern der Füllmasse hervorgeht, wird sie in den Medianaugen von *Charybdaea* (**384**) von den stark verlängerten Zellen der Vorderwand der Augenblase gebildet. Noch eigenartiger verhalten sich die Tintenfische, deren vordere Linsenportion von den Corneazellen, deren hintere von der Vorderwand der Augenblase ausgeschieden wird (**456, 460**). Besonders kompliziert sind die Blasenaugen von drei räuberischen Tiergruppen, von *Alciopa* (**414**), von Heteropoden (**434**) und von Tintenfischen (**453**).

2. Einfache abgewandte Augen

vom Bechertypus kommen bei Pantopoden (**557**) und Arachnoiden vor; so in den Seitenaugen der Pedipalpen (**551**), bei den Pseudoskorpionen (**552**), in den Nebenaugen der Araneen (**544**), in den Hauptaugen der Skorpione (**547**) und Pedipalpen. Die vergleichend-anatomische Analyse zeigt, daß die abgewandten Sehzellen aus zugewandten hervorgegangen sind, indem zur Vergrößerung des Zellmaterials sich eine Epidermiseinstülpung unter die Glaskörperschichten schob (**529** *g*). Die Zellen des äußeren Blattes erhielten dadurch eine inverse Lage. Da diejenigen des inneren Blattes pigmentiert waren, entwickelten sie sich zu einem reflektierenden Tapetum. Das letztere ist also nicht die Ursache, sondern eine Begleiterscheinung der abgewandten Lage der Sehzellen. So entstanden Dämmerungsaugen, deren Sehstäbchen Licht von vorn und von hinten empfingen. Auf der höchsten phyletischen Stufe haben sich aus den abgewandten Augen wieder zugewandte Tagaugen entwickelt (**529** *k, l*).

3. Komplex(Fächer- oder Fazetten-)Augen.

Diese Augen setzen sich aus einer Anzahl von zugewandten Teilaugen (Ommatidien, Ommen, Fazetten) zusammen, von denen jedes seinen eigenen dioptrischen Apparat und seine eigene Pigmenthülle besitzt, so daß es für sich als Sehorgan dienen kann. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß diese Augen aus der Verschmelzung von ursprünglich getrennten Einzelaugen hervorgegangen sind, weshalb sie auch als zusammengesetzte Augen bezeichnet werden. Nur bei *Arca* und *Pectunculus* weist nichts auf eine solche Verschmelzung hin, sie scheinen vielmehr durch Teilung der Einzelaugen sich zu vergrößern, worauf ihre Zusammensetzung aus 10—80 derselben hinweist (**445**). Sehr deutlich läßt sich das Zusammenrücken der Einzelaugen bei den Röhrenwürmern (**405**) und den Myriopoden (**533, 534**) verfolgen, während es bei *Limulus,* Krebsen und Insekten aus der vergleichend-anatomischen Analyse mit Sicherheit hervorgeht (s. S. 517, 574 ff. und **577**). Bei den Gliederfüßlern sind also die zusammengesetzten Augen viermal unabhängig voneinander aus Ocellen hervorgegangen (s. Stammbaum S. 539), und wir nennen sie homoiologe Organe, weil der Einfluß der Vererbung nicht vollständig ausgeschaltet ist, denn sie alle haben dasselbe Grundmaterial geerbt. Ihre Ommen sind Becheraugen, deren epitheliale Einstülpung vorn durch eine Chitinlinse (Cornea, Fazette) verschlossen wird, während im Grunde sich mehrere Sehzellen eng zu

einer Retinula zusammenschließen. Die Komplexaugen der Röhrenwürmer und jener Muscheln sind Flachaugen, und jedes Omma enthält nur eine Sehzelle (**410, 645**), welche gleichzeitig auch den dioptrischen Apparat in sich birgt. Die Augen dieser beiden Tiergruppen bilden ein schönes Beispiel von sehr weitgehender Konvergenz. Physiologisch sind die Komplexaugen dadurch charakterisiert, daß jedes Teilauge nur einen Bildpunkt, das ganze Auge daher nur ein Bild erzeugt (**411**, musivisches Sehen). Sie sind besonders geeignet, um Bewegungen zu erkennen, denn in dem Maße als der Gegenstand sich verschiebt, werden immer neue Ommen gereizt werden. Springt dann noch das ganze Auge stark kegelförmig vor, was sehr häufig der Fall ist, so wird es Bewegungen von den verschiedensten Richtungen her wahrnehmen. Bei den Röhrenwürmern und jenen Muscheln ist der lichtbrechende Teil der Sehzelle so wenig entwickelt, daß von einem Bildsehen nicht die Rede sein kann. Es sind Hell-Dunkel-Augen, welche namentlich Schattenreize wahrnehmen und das Zurückziehen der Würmer in die Röhren bzw. das Schließen der Schalen auslösen. Die Komplexaugen der Krebse und Insekten hingegen sind wie S. 514, 579 geschildert wurde, viel leistungsfähiger, nehmen aufrechte Bilder wahr und können vielfach durch Pigmentwanderungen (S. 514, 590) sich den wechselnden Beleuchtungen anpassen.

Nachdem wir im vorstehenden die verschiedenen Augenformen der Wirbellosen als Ganzes vergleichend betrachtet haben, wenden wir uns jetzt den einzelnen Elementen zu.

Verschiedenartigkeit der Sehzellen. Die Sehzellen sind die wichtigsten Teile des Auges, denn in ihnen wird die Aetherenergie in eine spezifische Nervenerregung umgewandelt. Es sind stets primäre Sinneszellen, welche an ihrer Basis in eine Nervenfaser übergehen, deren feinste Fibrillen das Protoplasma der Zellen in der verschiedensten Weise durchsetzen. Auf die beiden Hauptarten von Sehzellen, deren Gegensätze zurzeit noch unvermittelt einander gegenüberstehen, auf die Sehzellen mit Phaosomen bei den Regenwürmern (**417, 418**) und Blutegeln (**419**) und auf die Sehzellen mit Stiftchen bei allen übrigen Tieren habe ich schon oben (S. 601) hingewiesen. Hier beschäftigen wir uns zunächst nur mit den Stiftchenzellen, deren charakteristische Stiftchen als die das Licht rezipierenden Elemente und zugleich als die Enden der Neurofibrillen angesehen werden können. Diese Stiftchen ragen ursprünglich frei über das Niveau des Zellkörpers an einer Stelle hervor (freier Stiftchensaum, **393**). In anderen Fällen bleiben sie unter der Oberfläche (innerer Stiftchensaum, *Branchiomma* **410**, *Arca* **445**). Häufig setzt sich die rezipierende Region als schmaler Aufsatz vom übrigen Zellkörper ab und wird dann als Stäbchen bezeichnet (Seesterne **387**, *Eunice* **409**, *Alciopa* **416**). Endlich können die Stiftchen einer Zelle oder auch von zwei benachbarten Zellen so dicht zusammenstehen, daß sie als eine cuticulaartige Platte erscheinen, wie dies namentlich für die Rhabdomere der Arthropoden gilt (**486**). Jede Von diesen 4 Hauptformen der Sehzellen kann in sehr verschiedenen variationen auftreten, von denen einige genannt sein mögen. Um möglichst viele Stiftchen zu bilden, zieht sich die Zelle bei *Temnocephala* (**397**), *Tristomum papillosum* und *Polyophthalmus* (**408**) in fingerförmige Fort-

sätze aus oder trägt eine überall mit Stiftchen besetzte Verlängerung (*Limax,* **429** A). Bei *Dendrocoelum* und manchen Landturbellarien (**395, 396**) setzt sich diese Verlängerung durch einen dünnen Strang von der eigentlichen Zelle ab und schwillt zu einem kolbenförmigen Gebilde an, daß vielleicht auch als modifiziertes Stäbchen angesehen werden kann. Werden die Sehzellen sehr schmal (Prosobranchier **429** B), so verschmälern sich naturgemäß die Stiftchen auf ein zartes Bündel, während umgekehrt bei *Scutigera* (**533**) mit dem sehr verbreiterten Zellende auch der Stiftchensaum sehr breit geworden ist. Die Sehzellen mit innerem Stiftchensaum sind bis jetzt nur selten beobachtet worden, und die Stiftchen bzw. die freien Enden der Neurofibrillen liegen am basalen Ende der Zelle, und zwar bei *Branchiomma* (**410**) auf der einen Seite, bei *Arca* und *Pectunculus* (**445**) allseitig und bei den distalen Sehzellen von *Pecten* (**447** *di.Se.x*) in der Mitte. Von Stäbchen sprechen wir immer dann, wenn die Zelle in einen anatomisch abgesetzten Fortsatz ohne Stiftchen ausläuft. Er ist meist stark lichtbrechend und enthält außer den Neurofibrillen zuweilen auch Protoplasma. Die Länge kann sehr verschieden sein, ebenso der feinere Bau. Bei den Seesternen werden die Stäbchen von einem Fibrillenbündel durchzogen, während bei vielen anderen Tiergruppen nur eine häufig mit einer knopfartigen Verdickung endende Fibrille nachgewiesen werden kann (*Eunice* **409**, *Alciopa* **416**, proximale Sehzellen von *Pecten* **429** C, *Lima* **444**, *Cardium* **446**, *Nautilus* **449**, Cephalopoden **463**). Bei letzteren und bei *Alciopa* werden die langen Stäbchen durch cuticulare Wandverdickungen gestützt, während sie bei *Scolopendra* (**531**) durch eine Manschette des Zellkörpers Halt bekommen. Für die Arthropoden ist es sehr charakteristisch, daß die rezipierenden Elemente nicht am distalen Ende, sondern an der Seitenfläche der Sehzellen auftreten, und zwar bald an deren ganzer Länge, bald distalwärts (*Limnadia* **486**, *Perla* **570**), bald in der Mitte (*Ephemera* **566**), bald an der Basis (*Osmylus* **568**), bald in mehrfacher Wiederholung (decapode Krebse **523**). Die betreffende Zellregion ist meist durch starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und läßt bei verschiedenen Arten alle Uebergänge von deutlicher Querstrichelung, die ganz an Stiftchen erinnert, bis zu homogener Struktur erkennen. In den letzteren Fällen sind die Endorgane vielfach als cuticulare Bildungen angesprochen worden. Aber da die Neurofibrillen in sie auslaufen, wobei sie meistens eine helle „Schaltzone“ durchsetzen, müssen sie als verschmolzene Stiftchen wenigstens vorläufig gedeutet werden. Dafür sprechen auch die Befunde von *Orchesella* (**562**), wo 2 kaudale Sehzellen ein Rhabdom bilden, während die übrigen mit Stiftchensäumen enden. Eine Verschmelzung der Stiftchenplatten mehrerer Sehzellen kommt auch sonst im Tierreich vor, z. B. bei Salpen (**470**), bei denen höchst merkwürdige gitterförmige Bildungen angetroffen werden (ähnlich auch in **513**). Aus der lateralen Anordnung ergibt sich ein zweites Merkmal der Sehzellen der Gliederfüßer: der Zusammenschluß mehrerer zur Bildung eines Sehstäbchens höherer Ordnung, des Rhabdoms, indem die **Rhabdomere**, d. h. die Endplatten von 2—8 Sehzellen, sich eng aneinanderlegen (*Branchipus* **503** e, Insekten **585**, in **587** noch getrennt). Dadurch wird der Reiz gleichzeitig auf ebenso viele Zellen übertragen und um so stärker empfunden. Die Rhabdombildung ist also ein Mittel zur Reizsummation. Aus seiner Entstehung erklärt sich der häufig mehrteilige Bau und sternförmige Querschnitt des Rhabdoms sowie sein zentraler Hohl-



raum (**522**). Das phyletische Verhältnis der verschiedenen Sehzellen möge das beifolgende Schema (**602**) erläutern.

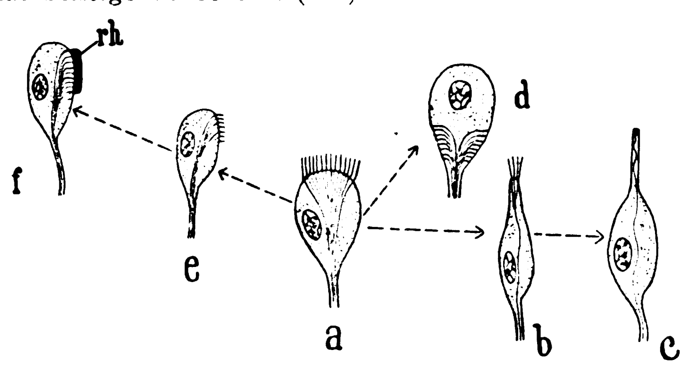


Fig. **602**. Schema des phyletischen Verhältnisses der Sehzellen. a mit freiem Stiftchensaum, b mit sehr schmalem Stiftchensaum, c mit Stäbchen, d mit inneren Verdickungen der Neurofibrillen, e mit seitlichem Stiftchensaum, f die Stiftchen zum Rhabdomer verschmolzen. Orig.

Zu- und abgewandte Lage der Stiftchen. Dieser Gegensatz ist morphologisch so auffallend, daß wir ihn oben bei der Einteilung der Augen verwandt haben. Physiologisch ist er offenbar ganz gleichgültig, da das Licht die Sehzelle leicht durchdringt, woraus sich auch die verschiedenen in **529** *h'*—*l'* dargestellten Modifikationen erklären. Ursprünglich befindet sich der Stiftchensaum oder das Stäbchen am distalen Ende der Sehzellen, die Nervenfaser am proximalen. Das Licht durcheilt die rezipierenden Elemente distoproximalwärts, sie sind dem Lichte zugewandt, was auch wohl als vertierter Zustand bezeichnet wird („evers" bei Demoll, „invertiert" bei Widmann). Bei *Scolopendra* (**530**), *Julus* (**532**), Heteropoden (**432**) und einigen andern Tieren steht das Stäbchen senkrecht zur Richtung des Lichtstrahls, und die Sehzelle liegt in der Verlängerung des Stäbchens oder schräg zu ihr. Diese Lage wollen wir als „halbabgewandt" bezeichnen. Sie leitet über zur „abgewandten" Stellung („invers" bei Demoll, „konvertiert" bei Widmann), bei der das Licht zunächst den Nerven und die Sehzelle passiert und dann proximodistalwärts die sensiblen Elemente (**529** *h'*). Einen Spezialfall dieser Art (*i'*) treffen wir in den Nebenaugen der Araneen (**544** rechts) und bei Pantopoden (**557**) an, indem die von hinten herantretende Nervenfaser in der Nähe des Stäbchens inseriert, und der Zellkörper sich nach hinten umgebogen hat. Das führt dann durch das Stadium *k'* (Hauptaugen der Skorpione und Pedipalpen) zu den sekundär zugewandten Sehzellen der Netzspinnen (*l'*, *N*) und Laufspinnen (*l'*, *L*). Da die Nervenfaser nicht lichtempfindlich ist, sondern nur die Stäbchen oder Stiftchen, sollten obige Bezeichnungen nach diesen gewählt werden. In der Regel sind in demselben Auge die Stäbchen oder Stiftchen mehr oder weniger einander parallel gestellt. Es kommen aber auch Ausnahmen vor. So laufen in dem Auge des Landturbellars *Platydesmus* (**396**) die Sehkolben radienartig von allen Seiten gegen die Mitte zu, so daß alle Stellungen nebeneinander vertreten sind, ein weiterer Beweis, daß diese Unterschiede physiologisch bedeutungslos sind. Es gibt eine primäre Inversion, d. h. die vom Lichte abgewandte Lage ist von der ersten

Entstehung der Augen an vorhanden gewesen (z. B. bei allen den oben [S. 600] unter II A genannten Pigmentbecherocellen der Trochophoratiere), und eine sekundäre, welche im Laufe der Phylogenie sich aus primär zugewandten Sehzellen entwickelt hat (**529** *h*). Hierhin gehören manche Seitenocellen der Arachnoiden (**551**, **552**, **544**) und der Pantopoden (**557**), die auch zugleich ein Tapetum besitzen und schließlich sich wieder in die sekundär zugewandten Hauptaugen der Araneen verwandelt haben (**529** *l*).

Pigmentlose Augen. Die frühere Auffassung, daß die einfachsten Sehorgane Pigmentflecke sind, wird widerlegt durch das Vorkommen von pigmentlosen Augen in den verschiedensten Tiergruppen. Sogar bei Säugern einschließlich des Menschen sind die roten Augen der Albinos ohne Spur von Pigment und sehen trotzdem, namentlich bei nicht zu starkem Licht. Die Pigmentlosigkeit gilt sowohl für die Phaosomsehzellen der Oligochäten (**417**, **418**) und Hirudineen (**419**) wie für Augen mit Stiftchen- oder Stäbchenzellen. So hat der Ringelwurm *Dialychone acustica* in einem Gehirnausläufer zahlreiche abgewandte Sehzellen ohne Pigmenthülle, aber von derselben Art, wie sie bei nahen Verwandten mit einer solchen versehen sind. Die Nebenaugen der Kettenformen der Salpen (**472** *r*, *r'*), die sog. Costalzellen von *Pterotrachea* (**434** *ncz*) nach außen von der Pigmenthülle, die Nebenretina von *Limax* (**428**) sind weitere Beispiele. In andern Sehorganen finden wir zwar Pigment in der Nähe der Sehzellen, aber doch in einer solchen Lage, daß es auf die Funktion der Sehzellen keinen Einfluß ausüben kann. So hat das Turbellar *Phaenacora unipunctata* neben dem Gehirn eine Sehzelle ohne Pigmenthülle, aber dorsal von ihr liegt eine Pigmentplatte, welche das von oben kommende Licht abblendet. In den Seitenocellen mancher Insekten (*Mamestra* **569**, *Osmylus* **568**, Phryganeen, *Ceratopsyllus*) dient die dunkle Chitincuticula zum Lichtschutz, während das eigentliche Auge pigmentfrei ist. In den Rückenaugen der Chitonen (**10**) liegt der dunkle Farbstoff außerhalb der Augen in dem Tegmentum der Schale. Bei *Pecten*, *Cardium*, Pedipalpen (**446**, **447**, **551**) schiebt sich das Tapetum so zwischen Sehzellen und Pigment, daß letzteres jene nicht beeinflussen kann. Bei vielen Wirbellosen zeigt die Retina ungefärbte Sehzellen neben den Pigmentzellen.

Vorkommen und Bedeutung des Augenpigments. Wenngleich aus diesen Tatsachen hervorgeht, daß das Sehen selbst nicht an die Gegenwart von Pigment gebunden ist, so beweist doch die außerordentlich weite Verbreitung desselben in den Augen, daß es ein sehr wichtiges Hilfsmittel sein muß. Die Pigmente der Augen zerfallen in 2 Klassen: in die nur selten auftretenden, durch Licht leicht zersetzbaren Sensibilisatoren und in die lichtbeständigen Dauerpigmente, welche fast allen Augen zukommen. Von den ersteren wird angenommen, daß sie durch ihren Zerfall die Lichtempfindlichkeit erhöhen (vgl. S. 373). Der Sehpurpur im Auge der Wirbeltiere ist das bekannteste Beispiel. Ein ähnlicher, leicht zerfallender, roter Farbstoff findet sich im Stiftchensaum der Sehzellen von *Planaria* und *Polycelis*, in der Retina von *Loligo* und, in geringer Menge, von *Sepia*, in den Rhabdomen von *Mysis* und Tagfaltern und in der Haut der Seeigel, deren allgemeine Lichtempfindlichkeit dadurch vielleicht hervogrerufen oder verstärkt wird. Genauere Untersuchungen fehlen noch über die sensibilisatorischen Farbstoffe der wirbellosen Tiere; da sie aber in Tiergruppen vorkommen, die systematisch weit auseinanderstehen, haben sie wahr-



scheinlich ein viel allgemeineres Vorkommen. Vielleicht gehört auch der rote Pigmentfleck von *Euglena* (**376**) hierher, da das neben ihm liegende Protoplasma lichtempfindlich ist, wenn man nicht denselben als ein Temperaturorgan deuten will. Das Pigment der Flagellaten erscheint freilich lichtbeständig, aber es wäre möglich, daß bei starken Intensitätsschwankungen doch Zersetzungen vorkommen, die auf das umgebende Protoplasma einwirken.

Die Dauerpigmente zerfallen in 2 Klassen, welche in der Regel leicht zu unterscheiden sind, in die zur Abblendung des Lichts bestimmten Absorptionsfarbstoffe und in die zum Zurückwerfen des Lichts dienenden Reflexionsfarbstoffe. Erstere sind schwarz, braun oder rot, letztere pflegen eine gelbliche Farbe zu haben und erscheinen bei auffallendem Licht weiß. Die meisten Augen der wirbellosen Tiere sind nach dem Prinzip einer Camera obscura gebaut, mögen es Becher- oder Blasenaugen sein: nur die von vorn auf die Oeffnung des Bechers bzw. auf die Cornea fallenden Strahlen werden wahrgenommen (optische Isolation), alle übrigen werden von dem in oder außerhalb der Retina befindlichen Pigment absorbiert. Ebenso stellt jedes Einzelauge eines Komplexauges einen Pigmentbecher dar, in den, abgesehen von den Superpositionsaugen (**498**), nur die von vorn kommenden Strahlen eindringen. Dadurch erkennt das Auge die Richtung, aus welcher die Lichtstrahlen kommen und damit die Lage des gesehenen Objekts. Indem häufig viele Augen zu demselben Individuum gehören und dabei ihre optischen Achsen nach verschiedenen Richtungen (Komplexaugen, ferner **386**, **390**, **400**, **405**, **422**) eingestellt sind, oder indem die Augen durch Muskeln bewegt werden können, wird das Sehfeld vergrößert. Solche Absorptionspigmente liegen hinter den Stiftchen oder Stäbchen, so daß das Licht erst diese reizt und dann von den Farbstoffen aufgesogen wird, wodurch auch zugleich störende Reflexionen verhindert werden. Bei den abgewandten Augen (**393**, **394**) muß der Körper der Sehzelle pigmentfrei sein, weil das Licht diesen erst durchdringt, ehe es das lichtempfindliche Element erreicht. Bei den zugewandten Augen hingegen sind die Sehzellen häufig dicht erfüllt von Farbstoffen, oder diese liegen in besonderen Stützzellen zwischen den Sehzellen (**428**, **430**). Nah verwandte Arten können in dieser Hinsicht verschieden sein (vgl. S. 459). Außer zur optischen Isolation dient das Retinapigment vielfach zur Regulation der Lichtmenge, indem es sich verschieben kann und bei Ueberbelichtung sich so gruppiert, daß nur wenig Licht zu den Stäbchen gelangt, während es bei Unterbelichtung sich von den Stäbchen zurückzieht, so daß viel Licht zu ihnen dringt. Solche Pigmentwanderungen zeigen die Netzhäute der Cephalopoden (**463**) und die Fazettenaugen der Krebse (**520**, **521**), der Insekten (**580**, **600**) und in geringerem Maße die Ocellen der Spinnen. Es ist im vorhergehenden geschildert worden, daß jene Komplexaugen vielfach keine Pigmentverschiebungen zeigen, aber nach der dauernden Stellung des Pigments in zwei Gruppen zerfallen, in die Appositionsaugen (**498** B) der Lichtformen, in denen die Ommen optisch voneinander isoliert sind, und in die Superpositionsaugen (**498** C) der Dunkelformen, deren Pigment so angeordnet ist, daß zu einer Retinula auch Strahlen der Nachbarommen gelangen und dadurch das Bild lichtstärker, wenngleich verschwommener machen.

Die Farbe des Absorptionspigments der Retina ist meistens schwarz, weil diese Farbe alle Strahlen von Rot bis Violett aufsaugen





kann. Dies gilt besonders für Landbewohner und für sehr viele Flachwasserformen. In einiger Tiefe des Wassers, in der blaugrünes Licht herrscht, genügt rotes oder braunrotes Pigment zur Absorption, und so finden wir solches bei Seesternen, manchen Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Einige Arten von marinen Strudelwürmern sollen im Flachwasser schwarze, in der Tiefe rote Augen haben. Bei gewissen Rädertieren sind die Augen in der Jugend rot und nehmen später eine violette oder blauschwarze Farbe an. Immerhin sind die Beziehungen zwischen Wassertiefe und Farbe des Augenpigments noch nicht genügend untersucht.

Die zur Reflexion der Lichtstrahlen dienenden gelben oder braunen Farbstoffe werden als Argentea bezeichnet, wenn sie wie bei Cephalopoden (**456** *Ae*, *Ai*) und Fischen in der Iris und Außenwand des Bulbus liegen und verhindern, daß Lichtstrahlen in diesen eindringen. Bei Tintenfischen wirken die Argenteazellen weniger durch ihr Pigment als durch ihren Inhalt an Schollen und Platten, welche das Licht zurückwerfen. In ähnlicher Weise reflektieren bei Alciopiden (**415**) silberglänzende Fasern in der Umgebung der Linse das von unten kommende Licht. Hingegen werden sie als Tapetum lucidum zusammengefaßt, wenn sie dicht hinter den Sehzellen und vor dem Absorptionspigment liegen und das Licht, welches die Stäbchen passiert hat, wieder auf diese reflektieren, um die Reizwirkung auf eine noch nicht klar erkannte Weise zu erhöhen. Wir finden diese Einrichtung bei Tieren, welche in der Dämmerung oder in dunkler Umgebung sich umher bewegen, und zwar unter den wirbellosen Tieren fast ausschließlich bei Arthropoden. Bei den Arachnoiden hängt das Tapetum mit der Inversion der Sehzellen zusammen, wie aus der Ontogenie (**529** g) klar hervorgeht. So bei den Pseudoskorpionen (**552**), in den Seitenaugen der Pedipalpen (**551**), in den Nebenaugen der Araneen (**544**) und vielleicht auch bei den Pantopoden (**557**). Bei all' diesen Tieren wirkt es mehr durch seine faserige Struktur als durch eingelagerte Pigmente, da diese auch fehlen können. Eine reflektierende Schicht als Auskleidung des Pigmentbechers findet sich im abgewandten Medianauge von *Eucalanus* (**481**), *Argulus* und andern Copepoden. Unter den Muscheln besitzt *Cardium* (**446**) ein faseriges Tapetum als eine Bildung mesodermaler Pigmentzellen, und ähnlich verhält sich *Pecten* (**447**). Auch bei diesen Tieren ist das Auge abgewandt. Ein faseriges, von graugrünlichen Körnern durchsetztes Tapetum besitzen die zugewandten Stirnaugen mancher Insekten: *Machilis* (**563**), Orthopteren (**564, 565**), Ephemeriden (**566**). Bei den Libellen (**567**) finden sich in dieser Schicht kleine Kristalle, ähnlich wie bei Wirbeltieren. In den Fazettenaugen der macruren Krebse liegen die mit gelben Pigmentkörnern erfüllten Tapetumzellen (**520, 521**) zwischen den basalen Enden der Ommen und sind mesodermalen Ursprungs. In derselben Weise wirken die Retinapigmentzellen (**580**) am proximalen Ende der Retinulae der Insekten. In allen diesen Bildungen beruht die Reflexion der Lichtstrahlen mehr auf dem faserigen oder körnigen Inhalt der Tapetumzellen als auf deren Pigmenten. Bei manchen Insekten dient eine Schicht von Tracheen als Tapetum.

Lichtbrechende Apparate. Unter den Hilfseinrichtungen des Auges spielen durchsichtige lichtbrechende (dioptrische) Apparate die größte Rolle. Sie haben infolge ihres dichteren Baues eine stärkere Brechung als das umgebende Medium und wirken durch ihre ge-



krümmten Flächen wie Sammellinsen, indem sie das Licht konzentrieren. Ihre erste Aufgabe besteht also in der Lichtverstärkung. Die weichen Füllmassen (Empleme) der Becher- und Blasenaugen, welche wir schon früher kennen lernten (S. 446), beschränken sich in ihrer Funktion hierauf. Sobald aber festere, scharf begrenzte Linsen oder Linsencylinder auftreten, entstehen Bilder auf der Retina, und das Auge erhebt sich über das Hell-, Dunkel-, Richtungs- und Bewegungssehen zur höheren Stufe des Bildsehens, also zur Unterscheidung von Formen und bei gewissen wirbellosen Tieren auch sicherlich zur Wahrnehmung von Farben. Beer und andere Forscher wollen die Bezeichnung „Auge" nur dann anwenden, wenn Bilder gesehen werden können. Ich halte diese Einschränkung nicht für glücklich, denn es besteht praktisch ein ganz allmählicher Uebergang zwischen niederen und höheren Sehorganen, so daß sich oft nicht sagen läßt, ob nicht ein Auge ohne Linse durch starke Verengung der Oeffnung des Augenbechers oder durch ein ziemlich festes Emplem ein verschwommenes Bild erzeugt. Auch sind manche linsenartigen Verdickungen (*Eunice*, **409**) zu wenig entwickelt, um ein Bild zu entwerfen. Jede Linse dient ferner zum Richtungssehen, da sie alle aus einer Richtung oder von einem Objektpunkt kommenden Strahlen auf einen Punkt der Netzhaut vereinigt, vorausgesetzt, daß dieser im Brennpunkt der Linse oder annähernd in ihm liegt. Liegt er nicht in ihm, so befindet er sich in der Mitte des entsprechenden Zerstreuungskreises (**603** *P*, *p*). Die Aufgabe der Linse ist also eine dreifache: Lichtverstärkung, Richtungssehen und Bildsehen. Dazu kann als Nebenfunktion kommen, daß die Linse als Lichtfilter wirkt; sie ist bei vielen Fischen und den Cephalopoden bernsteingelb gefärbt und läßt in der Hauptsache nur die gelben und roten Strahlen durch und schließt die kurzwelligen chemisch starkwirkenden Strahlen aus.

Linsenaugen.

Entstehung der Linse. Um dieses wichtige Hilfsmittel zu erzeugen, bedient sich die Natur der verschiedenartigsten Wege.

1. In einzelnen Fällen liegt die Linse im Protoplasma der Sehzellen. So finden wir bei der Flagellate *Pouchetia* (*Erythropsis*) vor dem Pigment einen lichtbrechenden Körper (**377**). Beim Röhrenwurm *Branchiomma* (**410**) liegt die Linse zwischen Cuticula und Kern. Es ist auch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Phaosome (**417—419**) durch ihre Lichtbrechung das umgebende Protoplasma erregen und nicht selbst rezipieren, da ein Zusammenhang mit Nerven nicht nachgewiesen ist.

2. In den Blasenaugen vieler Gastropoden (**428**, **434**) und Würmer geht die Linse durch Erhärtung aus dem Emplem hervor. Bei *Alciopa* (**414**) entsteht der Kern der Linse aus einer besonderen Zelle, um die sich Glaskörpersubstanz herumlegt.

3. Sehr häufig ist die Linse eine Umbildung der Cuticula der Epidermis, unter Umständen auch der Sehzellen. So bei der Meduse *Nausithoë* (**381**), bei *Asterias* (**387** C), beim Palolowurm (**409**), bei den Muscheln *Modiolaria* (**443**) und *Arca* (**445**), bei den Ocellen und Fazettenaugen der Arthropoden (**491**, **495**, **510**, **516**, **540**, **543**, **572**, **598**). Einige besondere Fälle dieser Art seien hier noch erwähnt. So besitzt die Copepode *Labidocera* (**493**) eine große chitinige Linse unter der eigentlichen Cuticula; bei den Chitonen (**10**, **440**) ist die Linse ein umge-



wandelter Teil der äußersten Schalenschicht, und bei den Cephalopoden (**456**, **462**) entsteht die zweiteilige Linse in sehr eigentümlicher Weise als ein cuticulares Abscheidungsprodukt der fadenförmig verlängerten Zellen des „Epithelkörpers".

4. Bei der Meduse *Charybdaea* (**384**) werden die Epithelzellen der Vorderwand der Augenblase zur Linse.

5. Bei einigen Ocellen von Arthropoden bilden die vorgewölbte Cuticula und die Epidermiszellen zusammen die Linse: so bei der Pedipalpe *Titanodamon* (**550**), bei Acridiern, Ephemeriden (**566**).

6. Der von den Wirbeltieren bekannte Modus, daß die Linse von in die Tiefe verlagerten Epidermiszellen sich ableitet, kommt unter den Wirbellosen bei Ascidienlarven (**474**) und vielleicht auch bei *Cardium* (**446**) vor.

7. Endlich können auch Bindegewebszellen sich als lichtbrechende Apparate vor das eigentliche Auge lagern: *Plagiostomum* (Turbellar), *Cypris* (**487**), Stirnauge von *Cloëon*, Rückenaugen von *Oncidium* (**438**), Mantelaugen von *Pecten* (**447**), vielleicht auch von *Cardium*.

Die Größe der Linse im Verhältnis zum Gesamtauge schwankt bei verschiedenen Arten innerhalb sehr weiter Grenzen, und zwar treffen wir auffallend große Linsen nicht nur bei Dunkelformen, sondern auch bei solchen an, die im grellsten Sonnenlichte an der Oberfläche des Meeres vorkommen (*Alciopa* **414**, *Pterotrachea* **431**, manche decapode Tintenfische). Es handelt sich dann wohl immer um Raubtiere, die häufig auch in der Dämmerung oder nachts ihrer Beute nachgehen. Aber auch bei *Helix* (**426**), die so schlecht sieht, daß sie von Yung für blind gehalten wurde, ist die Linse auffallend groß, was sich so erklärt, daß die Augen zum Unterscheiden von Hell und Dunkel dienen und die Tiere nach schattigen Plätzen führen, weil diese ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis am besten genügen. Große Linsen springen zuweilen nach außen stark vor (Skorpion, **545**, **547**). Viel häufiger aber wölben sie sich besonders nach innen vor, weil ein nach außen flaches Auge weniger leicht verletzt werden kann. Ich verweise auf *Branchiomma* **410**, *Schizochiton* **440**, *Pecten* **447**, Tintenfische **456**, *Ampelisca* **510**, *Pinnotheres* **525**, *Scolopendra* **530**, *Julus* **532**, *Limulus* **556**. In den Fazettenaugen der Krebse und Insekten stehen die Linsen in Korrelation mit den Kristallkegeln und fehlen ganz (*Daphnia* **500**, *Branchipus* **502**, Amphipoden **508**) oder sind klein (*Astacus* **520**), wenn letztere groß sind. Umgekehrt sind sie bei *Pinnotheres* (**525**) sehr umfangreich, weil Kristallkegel fehlen.

Von der Größe der Linse hängt die Zahl der zugeordneten Sehzellen ab, abgesehen von den vereinzelten Fällen (*Pouchetia*, *Branchiomma*, **377**, **410**), in denen die Linse ein Teil der Sehzellen selbst ist. In den meisten Augen gehören zahlreiche Sehzellen zu einer Linse, und im Laufe der Phylogenie wird die Zahl derselben immer größer, weil ein Gegenstand um so besser gesehen wird, je mehr Sinneszellen gereizt werden. Zugleich wird dadurch das ganze Auge und damit auch die Linse an Größe zunehmen. Wenn bei der Meeresnacktschnecke *Pleurobranchus membranaceus* nur 8—10 Sehzellen in einem Auge vorkommen, so ist dies als ein primitiver Zustand anzusehen, da nichts auf eine Rückbildung hinweist. Demgegenüber besitzen die meisten Schneckenaugen viele Hunderte von Sehzellen. Das Auge der achtarmigen Tintenfische besitzt nach Hesse auf einem Quadratmillimeter ca. 60000, bei den höher entwickelten Augen der zehnarmigen



100 000—160 000. Diese Zunahme gilt natürlich auch für die phyletische Entwicklung linsenloser Augen (vgl. **393, 394, 398**), und desgleichen für die Komplexaugen in dem Sinne, daß die Zahl der Ommen allmählich größer wird, wenngleich hier besondere Verhältnisse mitgespielt haben. Bei den Röhrenwürmern (**405**) konnte eine Vervollkommnung nur erzielt werden, indem viele Sehzellen zusammentraten, denn die in der Sehzelle befindliche Linse (**410**) kann sich nur unbedeutend vergrößern. Warum aber haben die Ocellen der Gliederfüßer sich nicht in der Weise phyletisch entwickelt, daß die Zahl der zu einer Linse gehörigen Sehzellen immer größer wurde, sondern warum haben sie sich zu Fazettenaugen differenziert? Es kann nicht an der Bauart dieser Ocellen liegen, denn bei den Arachnoiden haben sie sich vielfach im ersteren Sinne weiter entwickelt (**540, 547**). Es hat also nicht etwa an der Rhabdombildung gelegen, sondern der Grund ist in der dicht gehäuften Gruppierung dieser Ocellen zu sehen, die bei Größenzunahme miteinander verwuchsen. Das ganz isoliert für sich dastehende „ocellare Fazettenauge“ von *Ampelisca* (**510**) erklärt sich daraus, daß den Ommen der Amphipoden ursprünglich die Cornea fehlt (**508**). Das zuerst einheitliche Fazettenauge zerfiel in 3 Portionen (**512**) und jede der beiden vorderen erwarb als Neubildung eine Linse.

Zone deutlichsten Sehens und Nebenretina. Wie viele der hier wiedergegebenen Abbildungen zeigen (**414, 428**), sind in den Linsenaugen die Sehzellen am Grunde der Retina besonders groß, haben besonders lange Stiftchen oder Stäbchen und stehen hier meist auch dichter als an den Seitenteilen des Auges, wohin die Strahlen weniger häufig geworfen werden. So entsteht eine Zone deutlichsten Sehens, eine Area centralis, die sich in manchen Augen schon äußerlich durch ihre besondere Form oder Färbung abhebt. So finden wir bei den Heteropoden eine Furche am Grunde des Auges (**432**) mit besonders differenzierten Sehzellen, bei den Flachwassertintenfischen (*Octopus*, *Sepia*) hebt sich ein heller Streifen ab mit besonders langen und zahlreichen Stäbchen, bei manchen Tiefseeformen (**460**) nimmt diese Region die Form einer Grube an und in ähnlicher Weise auch in den Hauptaugen der Springspinnen (**543**). In seltenen Fällen kommt es zum Zwecke der Erweiterung des Gesichtsfeldes zur Ausbildung einer **Nebenretina**, z. B. bei *Limax* (**428**), wo vor der Linse eine Tasche der Augenblase einige pigmentlose Sehzellen aufweist, zu denen das Licht hauptsächlich von hinten gelangt, und bei *Alciopa* (**414** *nr*), wo die Nebenretina die von oben einfallenden Strahlen wahrnimmt. Eine ähnliche Einrichtung zeichnet die Stirnocellen vieler Hymenopteren aus (**576**). Ferner enthält der Pigmentmantel von *Pterotrachea* (**434**) einige helle Stellen, durch die das Licht auf Sehzellen der gegenüberliegenden Wand fallen kann.

Entfernungsbestimmung und Akkommodation. Der Hauptnachteil der Linsenaugen besteht darin, daß nur dann das Bild auf die Stäbchen der Netzhaut geworfen und scharf wahrgenommen wird, wenn der Gegenstand innerhalb einer bestimmten Entfernungsbreite vor dem Auge liegt. Befindet er sich vor oder hinter dieser Zone, so entstehen Zerstreuungskreise (**603** bei *c*), welche kein scharfes Bild ergeben. An der Hand dieser Zeichnung seien die Grundgesetze der Linsenbrechung dem Leser ins Gedächtnis zurückgerufen. Die Linse habe eine solche Brennweite *F*, daß der in einiger Entfernung befindliche Gegenstand *A* auf der Spitze der Stäbchen ein scharfes kleines Bild *a* gebe. Liegt

das Objekt noch weiter ab vom Auge A, so fällt das Bild vor die Retina, zwischen a und den Brennpunkt F, erscheint also undeutlich. Um es deutlich zu machen, muß die Linse der Retina genähert werden, falls dies möglich ist (negative Fernakkommodation). Rückt der Gegenstand (B) bis auf die doppelte Brennweite heran, so ist die Bildgröße gleich der Objektgröße ($B=b$). Die Retina ist hier so dick angenommen, daß das Bild b noch auf sie fällt. Rückt der Gegenstand (C) noch näher heran, so entfernt sich das Bild sehr rasch nach hinten, wobei es an Größe zunimmt. Um einen solchen zu nahen Gegenstand deutlich zu machen, muß die Linse von der Netzhaut abrücken (positive Nahakkommodation). Liegt der Gegenstand zwischen dem vorderen Brennpunkt F' und der Linse, so entsteht überhaupt kein Bild mehr hinter der Linse. Diesen Verhältnissen werden nun die Augen der wirbellosen Tiere in sehr verschiedener Weise gerecht:

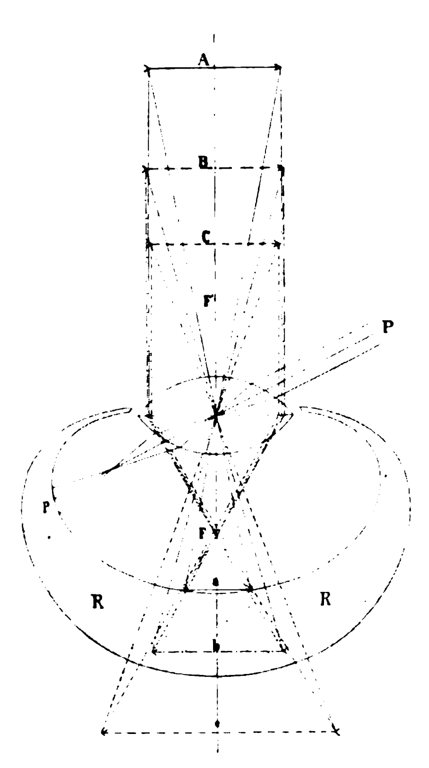


Fig. 603. Schema der Linsenwirkung. Erklärung im Text. Orig.

1. Durch Ausbildung sehr langer Stäbchen oder Stiftchen (*Alciopa* **416**, Cephalopoden **463**, **464**, *Salticus* **543**, *Typopeltis* **551**, Rhabdom der Insekten). Ein Abschätzen der Entfernung wird hierdurch nicht möglich, denn für dasselbe Stäbchen ist es gleichgültig, an welcher Stelle es durch die Strahlen gereizt wird, aber die Zone des deutlichen Sehens wird dadurch vergrößert.

2. Durch Anordnung der Stäbchen oder Stiftchen verschiedener Sehzellen derselben Retina hintereinander in der optischen Achse; dann werden die distalen Stäbchen fernere Gegenstände, die proximalen hingegen nähere wahrnehmen. So bei den Heteropoden **432**, *Scolopendra* **530**, *Julus* **532**.

3. Durch Ausbildung einer Retina für die Ferne und einer anderen für die Nähe in demselben Auge, entweder nebeneinander (*Helophilus*, **575**) oder hintereinander (*Pecten* **447**, *Agrion* **567**).

4. Durch Verschiebung der Retina nach vorn oder nach hinten. Dieser Modus ist bis jetzt nicht sicher nachgewiesen, aber vielleicht kommt er den Hauptaugen mancher Spinnen (*Micrommata*) zu, weil von den 4 Muskeln jedes Auges 2 genau in der Längsachse verlaufen (**542**).

5. Durch gleichzeitiges Vorkommen von Fernaugen und Nahaugen. So scheinen bei den Skorpionen die Hauptaugen im ersteren, die Seitenaugen im letzteren Sinne zu funktionieren. Nach einer, wie mir scheint, wohlbegründeten, aber noch strittigen Auffassung dienen die Ocellen der Insekten zum Sehen in der Nähe, die Komplexaugen

in der Ferne. Bei manchen Krebsen (**501, 505, 516**) und Insekten (**589, 590, 594**) sind die Fazettenaugen zu „Doppelaugen“ geworden, welche sich in eine große dorsale Portion zum Sehen in einiger Entfernung und in eine kleine ventrale für die Nähe gespalten haben.

6. Durch Akkommodation der Linse, indem diese entweder ihren Abstand von der Netzhaut oder ihre Form zu verändern vermag. Unter den Wirbellosen können nur die hochorganisierten Augen der Alciopiden, Heteropoden und Cephalopoden akkommodieren, und zwar besitzen sie nach v. HESS eine aktive Nahakkommodation, indem sie den Binnendruck des Auges erhöhen und dadurch die Linse cornealwärts verschieben. Die Alciopiden pressen zu dem Zwecke nach einer Auffassung das Sekret einer Drüse (**414** *sekr.x*) in den Raum hinter der Linse, während die Heteropoden einen unvollkommen ringförmigen Muskel der hinteren Bulbuswand (**434** *m*) kontrahieren. Bei den Tintenfischen üben die radienförmig vom Epithelkörper ausstrahlenden LANGERschen Muskeln (**456, 462** *La*) einen Druck auf die Binnenflüssigkeit aus, doch ist diese Auffassung noch strittig, da nach BEER die Linse der Retina genähert wird, also Fernakkommodation vorliegt. Eine Verschiebung der Linse ist bei den Ocellen der Gliederfüßer unmöglich, weil sie fest in der Chitincuticula liegt. Ebensowenig kann sich ihre Form verändern, und daher müssen sich die Tiere mit den vorher genannten Mitteln begnügen. Der zweite Modus, durch Formveränderung der Linse sich dem Abstand des Objekts anzupassen, ist bis jetzt nur für die Amnioten sicher nachgewiesen worden. Unter den Wirbellosen hat man ihn vermutet für *Oncidium*, bei welcher Schnecke der vorderste Teil der Linse durch gewisse Muskeln (**438** *am*) seine Krümmung verändern soll, und für *Pecten* und *Cardium*.

Linsencylinderaugen. Die Ommen in den Fazettenaugen der Krebse und Insekten besitzen außer der Linse einen Kristallkegel (mit Ausnahme der aconen Augen), welcher zusammen mit der Linse als „Linsencylinder“ wirkt. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß ihre Brechkraft von außen nach innen zunimmt. Wie **497** darstellt, erzeugen die Strahlen bei den meisten Gebilden dieser Art zunächst ein umgekehrtes Bild in der Nähe der Spitze, verlassen diese aber dann so, daß ein aufrechtes Bild entsteht, welches in jeder Entfernung aufgefangen werden kann, aber mit zunehmendem Abstande von der Spitze größer und lichtschwächer wird. Diese Bilder sind stets scharf, eine Akkommodation ist demnach nicht nötig. Daher liegen auch die Rhabdome in sehr verschiedenem Abstande von den Kristallkegeln, bei den Appositionsaugen (**498** A) meist unmittelbar hinter ihnen, bei den Superpositionsaugen und bei denjenigen Sehorganen, welche durch Pigmentwanderung bald zu der einen, bald zu der anderen Kategorie gehören (**498** B, C) in einiger Entfernung von ihnen. Weitere Einzelheiten hierüber s. S. 505, 578 ff.

Anpassungen der Augen an die Lichtstärke sind im vorhergehenden schon wiederholt erwähnt, seien hier aber noch einmal kurz zusammengestellt. Sie sind bis jetzt nur bekannt von einigen besonders hoch entwickelten Augen, während die große Masse der wirbellosen Tiere diejenigen Orte aufsucht, wo die ihnen zusagende Lichtstimmung herrscht. Auf die periodischen Wanderungen der Planktontiere habe ich in dieser Beziehung schon früher (S. 418) hingewiesen. Von Schutzmitteln gegen eine zu starke Belichtung sind folgende zu erwähnen: Pigmentwanderungen, durch welche die Stäbchen bald mehr,

bald weniger dem Lichte ausgesetzt werden, sind bekannt von den Tintenfischen und den Fazettenaugen (vgl. S. 514, 590), kommen aber vielleicht noch vielen anderen Augen zu. Jedenfalls fehlen ausreichende Untersuchungen nach dieser Richtung. Eine kontraktile Oeffnung des Augenbechers besitzt *Nautilus* (**448**), während die übrigen Tintenfische (**453**, **456** *J*), durch eine auf der Innenfläche pigmentierte kontraktile Iris und häufig auch noch durch Lider sich gegen zu viel Licht schützen können. Viel verbreiteter sind Mittel zur Lichtverstärkung, namentlich große Linsen (vgl. S. 612), die Pigmentverteilung im Superpositionsauge und Tapetumpigmente (S. 610). In den Fazettenaugen vereinigen sich die Sehzellen eines Ommas mit ihren rezipierenden Elementen zur Bildung eines Rhabdoms, ebenso in manchen Ocellen, wodurch, wie ich annehme, die Reize sich summieren. Es wird hierdurch dieselbe Wirkung erzielt, wie durch Vermehrung der Lichtstärke.

Phyletische Bedeutung der verschiedenen Augenformen.

Obwohl bei keinem Organ sich so schöne Beispiele von Konvergenz und Homoiologie nachweisen lassen wie beim Auge, so wäre es doch durchaus verkehrt, wollte man die phyletische Bedeutung der verschiedenen Augenformen bestreiten. Es zeigt sich auch für dieses Organ, daß es in jeder phyletischen Gruppe sein besonderes Gepräge besitzt. Nur bei den Seesternen finden wir die Sehzellen in eigentümlicher Weise zwischen den Epidermiszellen eingesenkt (**387**). Für die Plathelminthen und Trochophoratiere sind die abgewandten Pigmentbecherocellen (**393**, **394**) in hohem Maße charakteristisch. Nur bei Lumbriciden und den ihnen phyletisch nahestehenden Blutegeln sind die Phaosomsehzellen weit verbreitet. Die Ocellen und Komplexaugen der Arthropoden zeigen trotz aller Verschiedenheiten, daß dieser Tiertypus eine einheitliche phyletische Wurzel hat. Ein Blick auf **529** läßt erkennen, daß trotz aller Verschiedenheiten sowohl die Myriopoden als auch die Arachnoiden einen besonderen phyletischen Zweig darstellen, wie auch die Augen von *Limulus* (**553**, **556**) dieses Tier als einen eigenartigen arachnoidalen Typus dokumentieren. Ebenso erweisen die einzelnen Klassen der Tunicaten (Salpen, Pyrosomen, Ascidienlarven) ihre Verwandtschaft mit dem *Amphioxus* dadurch, daß die Augen aus Teilen des zentralen Nervensystems hervorgehen. Wo die Sehorgane als selbständige Neubildungen auftreten, wie bei *Arca*, *Pecten*, *Chiton*, *Oncidium* und *Eunice viridis*, kommt dies in den Besonderheiten des Auges deutlich zum Ausdruck.

Phyletische Entstehung der Sehzellen und Augen der Wirbellosen.

Aus der Lage und der Ontogenie der Augen läßt sich ein Bild gewinnen, wie die Sehzellen und damit die Augen der wirbellosen Tiere phyletisch entstanden sind. Sie gehen immer aus dem Ectoderm hervor, und da die meisten Augen (S. 599, 600, Gruppe I und II B) dauernd im Zusammenhange mit der Epidermis stehen, sind sie als umgewandelte Oberhautzellen anzusehen. Ein Auge in seiner primitivsten Form wird man sich als eine Gruppe lichtempfindlicher Epidermisneuronen vorzustellen haben, welche noch nicht Pigment enthalten, da viele Sehorgane keinen Farbstoff besitzen. Die ursprünglichen Formen



der Sehzellen sind Stiftchenzellen, denn die Sehzellen mit Phaosomen sind nach unsern jetzigen Kenntnissen beschränkt auf Oligochäten und Hirudineen, so daß sie als sekundäre Neubildungen zu gelten haben. Ich kenne nur eine Sorte von Augen, welche aus andern Sinnesorganen hervorgegangen zu sein scheinen. Es sind dies die Schalenaugen der tropischen Chitonen (**10**), welche sich aus Tastorganen entwickelt haben, denn die Linse entspricht der Kappe der Makrästheten. Eine Lichtempfindlichkeit der Haut wird bei so vielen niederen Tieren beobachtet, daß es nahe liegt, die Sehzellen von solchen lichtempfindlichen Epidermiszellen abzuleiten, welche den Lichtreizen besonders ausgesetzt waren. Das epidermale Flachauge hebt sich auf höherer Stufe schärfer von der Oberhaut ab, entweder wie in der Mehrzahl der Fälle, indem es sich in ein Becherauge und später in ein Blasenauge verwandelt und dabei den Zusammenhang mit der Epidermis noch bewahrt oder in einzelnen Fällen durch Einwanderung in die Tiefe. So finden wir bei niederen Oncidien einen Haufen invertierter Sehzellen unter der Epidermis, die sich bei den höheren Formen zu einem vielschichtigen oder einschichtigen Epithel (**438**) anordnen. Ebenso sind bei *Cardium* (**446**) und bei *Pecten* (**447**) die Sehzellen in die Tiefe verlagerte Epidermiszellen. Desgleichen wandern die Phaosomzellen der Regenwürmer und Blutegel häufig in die Subepidermis. Bei einer zweiten Gruppe von Augen gehen die Sehzellen aus Ganglienzellen hervor, liegen also von vornherein unter der Oberhaut. wenngleich sie ontogenetisch natürlich aus dem Ectoderm sich ableiten (**479**, Medianauge der Krebse). Hierher gehören einmal die abgewandten Pigmentbecherocellen der Plathelminthen und Trochophoratiere, welche aus der Umgebung des Gehirns ihren Ursprung nehmen, und zweitens die Sehorgane der Tunicaten und des *Amphioxus*, welche aus Ganglienzellen des Gehirns bzw. des Rückenmarks hervorgehen und ebenfalls abgewandt sind.

Konvergenzen. Sehorgane sind immer wieder unabhängig voneinander aufgetreten, weil lichtempfindliche Neuronen, seien es Epidermiszellen oder subepitheliale Ganglienzellen, in allen Gruppen weit verbreitet sind. Ebenso scheint die Fähigkeit, auf Lichtreize hin Pigment zu erzeugen, schon den niedrigsten Metazoen zuzukommen. Traf beides zusammen, so entstand ein Auge. Wie die Uebersicht S. 600 erkennen läßt, sind diese polyphyletisch aufgetretenen Sehorgane sehr häufig einander ähnlich, denn die Natur bedient sich immer wieder derselben Mittel, was als Konvergenz bezeichnet wird. Dabei ist besonders zu betonen, daß eine solche nicht bloß zwischen den verschiedensten ganzen Augen besteht (die Becheraugen einer Meduse sind konvergent denjenigen der Seesterne oder Würmer oder Mollusken), sondern auch zwischen ihren Teilen, z. B. den Linsen und den Entwicklungsrichtungen (Flachauge → Becherauge → Blasenauge). Konvergente Augen können einander so ähnlich sein, daß man sie ohne Kenntnis der übrigen Organe für homolog halten würde (Pigmentbecher der Turbellarien [**393**] und des *Amphioxus* [**475**], Blasenauge von *Nereis* [**412** C] und *Fissurella*), und dieser Fall tritt natürlich um so leichter ein, je einfacher die Augen gebaut sind, aber selbst dann zeigt sich die Eigenart jeder größeren Gruppe meist klar bei genauerer Analyse (s. S. 616 unter phyletischer Bedeutung der Augen), und bei komplizierten Augen tritt sie so sinnfällig in die Erscheinung, daß auch der Laie sie sofort bemerkt. Es gehört schon ein hoher Grad von anti-

deszendenztheoretischer Voreingenommenheit dazu, z. B. das Auge eines Tintenfisches (**456**) für im wesentlichen gleich demjenigen eines Wirbeltiers (**623**) zu erklären, wie dies früher MIVART tat und neuerdings BERGSON sogar für das Auge von *Pecten* (**447**) behauptet hat. Dadurch wird nicht ein „élan vital", sondern nur die Unkenntnis des Urteilenden bewiesen.

Auf **Homoiologien** der Augen innerhalb einer Gruppe haben wir wiederholt hingewiesen. Die Fazettenaugen sind viermal (S. 530 +) von den Arthropoden (**577**) erworben worden, bei *Scutigera* unter den Myriopoden (**533**), bei *Limulus* (**553**), bei Krebsen (**502**) und Insekten (**580**). Die Pigmentwanderungen und das Auftreten eines Tapetums sind Homoiologien im Rahmen der Komplexaugen. Die Verschmelzung der Sehstäbchen zu einem Rhabdom sitzt, vulgär ausgedrückt, allen Arthropoden im Blute, denn sie zeigt sich schon bei vielen Ocellen (**529**, **562**, **563**). Sobald sich die Augen der Spinnen durch Inversion kompliziert haben (**529** *i*), so tritt bei drei Gruppen (Skorpione, Pedipalpen, Araneen) unabhängig voneinander die Tendenz auf, die abgewandten Sehstäbchen wieder dem Lichte zuzukehren (*k*, *l*). Es geht hieraus hervor, daß DOLLOS Regel von der Nicht-Umkehrbarkeit der phyletischen Entwicklung Ausnahmen erleidet. Bei den Laufspinnen (**529** *l'*) ist die Sehzelle wieder vollständig zu dem ursprünglichen Zustand zurückgekehrt.

Das **Ausnutzungsprinzip** läßt sich an den Augen immer wieder in der verschiedensten Form beobachten. Irgendein indifferentes histologisches Element verändert sich plötzlich und wird dadurch befähigt, die Sehfunktion zu verbessern. Der Leser vergleiche das S. 611 über die Entstehung der Linse Gesagte: die Cuticula, die Epidermiszellen, subepitheliale Bindegewebszellen, Erhärtungen in den Sehzellen, in vorgelagerten Elementen oder in der Blasenflüssigkeit, alles kann in den Dienst der Lichtbrechung treten. Lehrreich ist auch das Verhalten der Epidermiseinstülpung, welche sich unter die Glaskörperschicht der Arachnidenaugen legt. Die vordere Wand (**529** *g*, *R*) wird zur Retina; die hintere ist entbehrlich, könnte sich also rückbilden. Da sie aber einmal da ist und Pigment führt, wird sie bei Dämmerungsocellen zu einem Tapetum umgewandelt (*h* und *i*, *T*), das erst wieder verschwindet, wenn die Augen zu Tagorganen (*k*, *l*) geworden sind.

Viele Tatsachen sprechen dafür, daß wie bei den Geruchsorganen (s. S. 358), so auch bei der Entstehung der Augen **lamarckistische Prinzipien** eine große Rolle gespielt haben. Sinneszellen und Pigmentzellen kommen fast überall an der Körperoberfläche vor, und wenn es nur nach dem Zufall ginge, müßten sie sich auch oft an solchen Stellen zu Augen entwickelt haben, die zwar belichtet sind, aber doch dem Lichte nicht besonders ausgesetzt sind. Sie bilden sich aber immer an den Reizstellen erster Ordnung, namentlich am vorderen Körperende, welches bei der Bewegung vorangeht. Es wäre für eine *Helix* kein Nachteil, wenn das Auge an der Hinterspitze des Fußes sich aus der allgemeinen Hautlichtempfindlichkeit (s. S. 401) heraus entwickelt hätte. Es liegt aber auf der Spitze der Fühler, also an der Körperstelle, die wohl mehr als irgendeine andere dem Lichte ausgesetzt ist. Wenn der *Amphioxus* im Sande liegt, ragen beide Körperenden zuweilen frei heraus, nicht blos der Kopf, daher finden sich die meisten Augen am Kopf, etwas weniger am Schwanz und noch weniger im mittleren Teile des Rückenmarks. Dasselbe lernten wir für die

Sehzellen der Regenwürmer kennen. Die Kiemenaugen der Röhrenwürmer (**470**), die Rückenaugen der Chitonen (**441**) und Oncidien (**436**), die Mantelrandaugen von *Pecten* und zahlreiche andere Beispiele beweisen, daß die Augen an den lichtzugängigsten Körperstellen sitzen, obwohl die Vorbedingungen für ihr Auftreten auch an anderen gegeben sind. Die Reizzufuhr ist also jedenfalls eine Quelle der phyletischen Differenzierung. So wird es verständlich, daß bei den Planktonschwimmern *Bythotrephes* (**501**) und *Phronima* (**505**) die nach oben gerichteten Fazetten sich zum Scheitelauge verlängerten, während die nach vorn und unten nach Beute spähende *Mantis* (**499**) die längsten Ommen in dieser Richtung aufweist.

Ueber die Tragweite des LAMARCKschen Prinzips, daß die reizbedingte Aktivität der Zellen und Organe erbliche morphologische Veränderungen hervorruft, läßt sich zurzeit kaum etwas sagen. Nehmen wir es an, so wird die so häufige Umwandlung des Flachauges in ein Becher- und dann in ein Blasenauge verständlich. Unter der lebensfördernden Wirkung des Lichts vermehren sich die Sehzellen, stülpen sich ein und werden schließlich zu einer Blase. Die Myriopodenaugen (**529** *a—d*) differenzieren sich phyletisch ganz ähnlich. Bei den Arachniden (*e*) führt die Zellvermehrung zur Spaltung in Glaskörper und Retina oder bei den inversen Augen (*g*, *h* etc.) dazu, daß sich eine Epidermisfalte unter den Glaskörper schiebt, während bei den Ommen der Komplexaugen der durch Lichtreiz erzeugte Zellhaufen sich in 3 Schichten gliedert. Aber selbst wenn man in der angedeuteten Weise die Form durch die Funktion entstehen läßt, bleibt für die harmonisierende Wirkung der **Selektion** unendlich viel zu tun übrig, denn die Reizwirkungen werden bei vielen Individuen unzweckmäßig sich äußern. Das Tapetumpigment wird nicht von vornherein bei allen Tieren zum Reflektieren der Lichtstrahlen geeignet, die Cornea und der Kristallkörper genügend durchsichtig und lichtbrechend gewesen sein, usf. Bei dem großen Selektionswert des Auges läßt sich die Umwandlung des Flachauges in ein Blasenauge nur durch Zuchtwahl wohl verstehen. Denkt man aber an die vielen Erbfaktoren eines Fazetten- oder Wirbeltierauges, so entsteht das Problem der Koaptation, das unlösbar ist, wenn der Zufall gleichzeitig viele von ihnen in bestimmter Weise verändern und sie alle in Harmonie miteinander erhalten soll. Daher bekannte selbst DARWIN, daß ihn stets ein Schauder ergriffe, wenn er sich die Entstehung des menschlichen Auges bloß durch zufällige Variationen vorstelle, und er warf mit vollem Recht den Lamarckismus nicht über Bord. Näheres hierüber im Schlußkapitel.

XII. Kapitel.

Das Farbensehen der Tiere.

Die Farben sind unter Tieren und Pflanzen so außerordentlich weit verbreitet und bilden so in die Augen fallende Merkmale, daß jeder Naturforscher hieraus zunächst den Schluß ziehen wird, daß sie für die Erhaltung des Lebens wenigstens in sehr vielen Fällen von



Bedeutung sind. CHR. D. SPRENGEL, der berühmte Entdecker des „Geheimnisses der Natur", daß die meisten Blüten zu ihrer Befruchtung auf Insekten angewiesen sind, hat zuerst (1793) den Satz aufgestellt, daß die Blütenfarben den Zweck haben, die Insekten anzulocken. Es sind also „Wirtshausschilder" und die auffallenden Flecken und Streifen auf vielen Blüten sind „Saftmale" oder sie erleichtern das Erkennen der Blüten. Das setzt voraus, daß sie von den Insekten als verschiedene Farben gesehen werden können. Hierfür sprechen weiter die auffallenden Farbenunterschiede der Geschlechter bei Schmetterlingen und anderen Insekten und die Schmuckfarben, welche bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln besonders zur Brunstzeit auftreten. Sehr viele Tiere aus allen Klassen besitzen auffallende Schutzfarben, welche sie für Raubtiere schwer sichtbar machen, vorausgesetzt, daß ihre Träger solche Stellen aufsuchen können, denen sie in der Färbung entsprechen. Es erregte daher Aufsehen, als der Münchener Ophthalmologe v. HESS, gestützt auf zahlreiche Versuche, die Meinung äußerte, daß das Farbensehen erst von den Amphibien an auftrete, und daß die wirbellosen Tiere und die Fische nur imstande seien, die Farben als Helligkeitsunterschiede wahrzunehmen. Sie sollten sich verhalten wie ein total farbenblinder Mensch, dem das Spektrum als ein graues, an verschiedenen Stellen verschieden helles Band erscheint; die hellste Stelle liegt für einen solchen Farbenblinden im Gelbgrün bis Grün, und das rote langwellige Ende des Spektrums erscheint ihm außerdem verkürzt. Im Gegensatz dazu sieht der normale Mensch die verschiedenen Farben, und die hellste Stelle liegt im Gelb, von wo die Helligkeit nach beiden Seiten allmählich abnimmt. Dieselbe Helligkeitskurve wie der total farbenblinde Mensch haben nach HESS Fische, *Amphioxus*, Daphnien, Raupen, Bienen, Tintenfische, Muscheln und Echinodermen, denn wenn sie im positiv phototropischen Zustand dem Spektrum ausgesetzt werden, sammeln sie sich in größter Menge im Gelbgrün an oder reagieren hier und im Blau viel stärker als im Rot, z. B. die Muscheln durch Einziehen der Siphonen, die Tintenfische durch Verengung der Pupille, die Seesterne durch Bewegen der Füßchen, die Holothurien durch Bewegen der Tentakeln. v. HESS hat durch seine glänzenden Untersuchungen gezeigt, daß diese Reaktionen sich so verhalten gegen verschiedene Farben, wie die Pupillarveränderungen des total farbenblinden Menschen. v. HESS schloß hieraus, daß diese Tiere farbenblind seien. Dieser Schluß ist nicht zwingend, denn die Empfindung der Helligkeit einer Farbe und diejenige ihrer Qualität sind verschiedene Vorgänge. Dies geht schon daraus hervor, daß für den normalen Menschen und für den Grünblinden die Kurven der Helligkeiten des Spektrums ungefähr die gleichen sind. Es ist in erster Linie das Verdienst des Zoologen v. FRISCH, gezeigt zu haben, daß die HESSsche Auffassung irrig ist, und daß auch den Daphnien, Bienen und Fischen außer einer Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede ein gewisses Farbensehen zukommt, welches freilich einfacher ist als das menschliche. v. HESS hatte beobachtet, daß, wenn die eine Hälfte des Aquariums blau, die andere rot beleuchtet wird, und zwar in wechselnder Lichtstärke, die ans Helle adaptierten Daphnien und andere Versuchstiere stets in die Hälfte gehen, welche dem farbenblinden Auge als die hellste erscheint, nämlich in die blaue. Hieraus läßt sich kein Schluß gegen das Farbensehen ziehen, sondern es ist nur zu folgern, daß die Helligkeitsunter-



schiede die Bewegungen mehr beeinflussen als eine etwa vorhandene Farbenempfindlichkeit.

v. Frisch und Kupelwieser benutzten einen Beleuchtungsapparat, welcher die Intensität und die Farbe zu regulieren gestattete, und fanden, daß *Daphnia magna* und *Artemia salina* durch eine vorgeschobene nicht zu blaue Scheibe negativ werden, obwohl die dadurch bewirkte Herabsetzung der Lichtintensität sie eigentlich positiv machen sollte. Die Unterschiede der Wellenlänge üben also einen spezifischen Reiz aus, womit natürlich nicht gesagt ist, daß sie die Farben so empfinden wie wir. Bei Anwendung verschiedener Farben ergab sich, daß rot, orange, gelb und grün etwa bis zur Linie b die Daphnien positiv, blaugrün, blau und violett sie negativ macht. Die langwellige Hälfte des Spektrums zieht also an, die kurzwellige stößt ab, vorausgesetzt, daß nicht die Lichtintensität stärker wirkt als die Farbe. Sehr dunkelblau zieht z. B. an, weil der Verdunklungsreiz überwiegt. Die Beobachtungen sprechen dafür, daß die Daphnien zwei Farben, gelb und blau, wahrnehmen. Die Verschiedenheiten benachbarter Spektralbezirke werden als verschiedene Helligkeiten empfunden. Neuere Untersuchungen (Becher, VDG, 1923) legen die Vermutung nahe, daß der Gehalt des Lichts an kurzwelligen ultravioletten Strahlen bei diesen Reaktionen von größerem Einfluß ist als die Farben, da sie die Daphnien negativ beeinflussen. Diese Reaktion beruht aber nicht auf der Fluoreszenz der Linse, wie bei andern Arthropoden, denn die Daphnien kaben keine Chitinlinse (**500, 501**) und die Kristallkörper fluoreszieren nicht. Sie empfinden also die ultravioletten Strahlen in irgendeiner ihnen unangenehmen Weise. Wie die Tiere ferner von dem jeweiligen Gewöhnungszustand abhängen, zeigt folgender leicht auszuführender Versuch. Stellt man drei Schalen mit Daphnien auf schwarzem Untergrund ans Fenster und deckt sie mit einer weißen Papierhülle, einer blauen und einer roten Glasglocke zu und entfernt diese nach einer Viertelstunde, so wirkt das Tageslicht verschieden ein: in der ersten Schale negativ wegen der Lichtzunahme; in der zweiten positiv, weil für die an blau gewöhnten Tiere die roten Strahlen des Tageslichts besonders wirksam sind und sie anziehen. In der dritten negativ wegen der Lichtzunahme, und weil die an rot gewöhnten Tiere durch die blauen Strahlen des Tageslichts abgestoßen werden.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Daphnien im allgemeinen positiv phototaktisch sind und daß diese Reaktion durch Verdunkelung und durch die langwellige rote Hälfte des Spektrums verstärkt wird, während Lichtsteigerung und die blaue Hälfte sie negativ machen.

Um den Farbensinn der Bienen zu prüfen, haben Plateau, v. Dobkiewicz u. a. künstliche Blumen benutzt; die Ergebnisse waren aber widersprechend und zeigten, daß jedenfalls auch der Duft der Blumen bei der Anlockung eine große Rolle spielt. Besonders beweisend war eine Beobachtung von Forel, daß eine Hummel, die mehrmals auf einer blauen Scheibe gefüttert wurde, zu dieser zurückkehrte, auch wenn sie ohne Honig zur Seite geschoben und eine rote Scheibe an ihre Stelle gesetzt wurde. v. Frisch knüpfte hieran an, indem er Bienen auf eine bestimmte Farbe „dressierte“, und fand, daß sie diese Farbe von andern und von grauen Kartons derselben Helligkeit wohl zu unterscheiden wußten. Er gewöhnte Bienen ein oder zwei Tage lang an blau, indem er auf ein quadratisches Papier dieser



Farbe ein Schälchen mit Zuckerwasser stellte. Dann wurde dieses blaue Papier zwischen 15 gleich große von grauer Farbe in allen Abstufungen gelegt, eine Glasscheibe zur Abhaltung von Geruchsreizen darüber gelegt und auf jedes Feld ein leeres Schälchen gestellt. Die Bienen flogen sofort nach dem blauen Felde und sammelten sich hier in großer Menge an. Legt man neben das blaue Feld ein graues, welches für einen total farbenblinden Menschen denselben Helligkeitswert besitzt, so finden die Bienen trotzdem das blaue Feld sofort heraus. Verschiebt man nun die Glasplatte so, daß der Bienenknäuel auf das graue Feld zu liegen kommt, so löst er sich sofort auf und wandert wieder auf das blaue. Es geht hieraus klar hervor, daß die Bienen das blaue Feld aus der Grauserie sofort herausfinden, daß sie also nicht nur Helligkeitsabstufungen, sondern auch die Farbe erkennen. Aus den neusten Untersuchungen von v. HESS (1920), die KÜHN bestätigt hat, geht hervor, daß die Bienen besonders durch ultraviolette Strahlen angezogen werden. Es ist also möglich, daß sie das blaue Feld bevorzugen, weil es mehr solche Strahlen reflektiert als ein gleich helles graues. Dann würden beide Forscher recht haben. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob nicht bei allen Reaktionen der Wirbellosen der Gehalt an solchen Strahlen neben der Helligkeit das Entscheidende ist. Raupen und Krebse können nach v. HESS noch deutlich durch ultraviolette Strahlen von ca. 313 $\mu\mu$ beeinflußt werden, die schon von gewöhnlichem Fensterglas zurückgehalten werden. Nimmt man hierzu die Umstimmungen durch Gewöhnung, Temperatur u. a., so erkennt man, wie leicht die Versuche verschieden ausfallen können. Wenn die Imker die Bienenstöcke durch verschiedene Farben kennzeichnen, so erleichtern sie damit jedem Volk das Auffinden seiner Beute, obwohl die Tiere auch ohne ein solches Zeichen auf Grund ihres genauen Lokalgedächtnisses in ihre Wohnung zurückkehren. Bienen lassen sich am besten auf gelb und blau dressieren, außerdem auf orangerot, gelbgrün, violett, purpurrot, schwarz, weiß, aber nicht auf verschieden graue Töne. Sie scheinen nur eine „warme" Farbe, nämlich gelb, und eine „kalte" blau zu unterscheiden, denn sie verwechseln rot mit schwarz, blaugrün mit grau, orangerot mit gelb und mit grün, blau mit violett und purpurrot. Sie benehmen sich also ähnlich wie ein rotgrünblinder Mensch und auch ähnlich wie die Daphnien. Ihr Spektrum ist am roten Ende verkürzt, daher erscheint ihnen dunkelrot wie schwarz. Von hellrot bis grasgrün erscheint ihnen alles ziemlich gleich, wahrscheinlich wie gelb, nur verschieden hell. Blaugrün empfinden sie als eine neutrale graue Zone. Der Rest des Spektrums (blau bis purpurrot) erscheint ihnen blau. Daß die Bienen besonders an blaue und purpurfarbige Blüten fliegen, erklärt sich daraus, daß diese sich für sie von den grünen Blättern am besten abheben, während gelbe und rote Blüten für sie in der Färbung von den Blättern nur wenig abweichen. Die kurzrüsseligen Wespen verhalten sich bezüglich der Farbenunterscheidung ganz ähnlich wie Bienen. Fliegen und Käfer besuchen hauptsächlich weiße und gelbe Blumen, müssen also anders veranlagt sein. Wird der Honignapf von einem Sternchen, einer Ellipse oder einer blütenartigen Schablone, einfarbig oder mit verschiedener Farbenanordnung, umgeben, so lassen sich die Bienen hierauf dressieren, aber nicht auf Quadrate, Dreiecke und unnatürliche Farbenmuster. Sie haben also einen Formen- und Farbensinn, welcher ihnen gestattet, die Blüten zu beurteilen. Auch FOREL

konnte sich davon überzeugen, daß eine Hummel eine blaue Scheibe von einem blauen Streifen unterscheiden konnte. Da die Schmetterlinge besonders farbenprächtig sind, sollte man meinen, daß sie Farben unterscheiden können. Nach v. HESS sollen aber alle von ihm untersuchten Raupen und Schmetterlinge total farbenblind sein. Bedenkt man, wie lange es gedauert hat, bis der Farbensinn der Biene erkannt worden ist, so wird man dieser Angabe zunächst skeptisch gegenüberstehen. Auch die Mollusken sollen nach demselben Autor farbenblind sein.

Ellritzen und Stichlinge lassen sich durch gelb gefärbtes Futter an diese Farbe gewöhnen. Wurden 30 graue Papierfleckchen in allen Abstufungen auf einen Karton geklebt und zwischen ihnen an irgend einer beliebigen Stelle ein ebenso geformter gelber Fleck, so schwimmen die Fische nur auf letzteren los. Das Gleiche zeigte sich, wenn die rote Farbe statt der gelben gewählt wurde. Bringt man zwischen die grauen Flecke auch solche von grüner, blauer oder violetter Farbe, so schießen sie auf den gelben bzw. roten Fleck zu, verwechseln die Dressurfarbe also nicht mit einer andern. Die Pfrille (*Phoxinus laevis*) vermag rot von dunkelgrau und schwarz zu unterscheiden, verwechselt diese Farbe aber oft mit gelb. Gelb, grün und und blau werden von allen Helligkeitsabstufungen und voneinander unterschieden, also als Farben gesehen. Für das Farbensehen der Fische sprechen im hohen Maße die Hochzeitsfarben und die Anpassungen der Hautfärbung an den Untergrund, welche bei vielen Arten beobachtet werden. Unter unsern Süßwasserfischen fehlen die Schmuckfarben der Männchen bei solchen Arten, welche in größerer Tiefe leben oder im Seichtwasser nachts laichen, sie kommen aber vielen im Flachwasser ihre Eier am Tage absetzenden Arten zu (*Thymallus vulgaris, Trutta salar, Salmo fario, Esox lucius, Perca fluviatilis*, viele Cyprinoiden). Diese vorübergehende Farbenpracht ist unverständlich, wenn man annimmt, daß die Weibchen sie nicht wahrnehmen können. Die Anpassung der Fische an den Untergrund zeigt sich teils als Helligkeitsanpassung, teils als Farbenanpassung. Die erstere erfolgt bei *Phoxinus laevis* in wenigen Sekunden, während die letztere $^1/_2$—1 Stunde erfordert. Setzt man nun zwei gleich reagierende Tiere auf eine gelbe bzw. gleich helle graue Unterlage, so nehmen beide zunächst dieselbe graue Farbe an. Das Tier auf der grauen Unterlage bleibt so, während dasjenige auf gelber Unterlage seine gelben Pigmentzellen ausdehnt und gelb wird. Der sehr bunt gefärbte, zwischen Algen lebende Mittelmeerfisch *Crenilabrus roissali* paßt sich in seiner Färbung der Umgebung vorzüglich an mit Hilfe roter, gelber und schwarzer Pigmentzellen und eines diffusen blaugrünen Farbstoffes. Hält man diesen Fisch in rotem, gelbem, grünem oder blauem Licht, so nimmt er die Beleuchtungsfarbe an, indem er die betreffenden Farbzellen expandiert bzw. den blaugrünen Farbstoff vermehrt. Dieses Anpassungsvermögen geht von den Augen aus, denn es fehlt den geblendeten Tieren, und ist nur verständlich unter der Annahme, daß die Farben gesehen werden. v. HESS beobachtete das Verschwinden der Farben an Platten, welche senkrecht ins Meer hinabgelassen wurden, und schließt daraus, daß in ca. 4 m kein rot, in 13 m überhaupt keine gesättigte Farbe mehr wahrgenommen werden kann. Die Farben könnten dann nur für Flachwasserbewohner von Bedeutung sein. Diesen Schluß kann ich nicht als zwingend anerkennen, da eine Farbe sehr

wohl auf ein in der Nähe befindliches Auge eine Wirkung ausüben kann, während sie bei vorgelagerter dicker Wasserschicht diese Wirkung verliert. Die Bewohner größerer Meerestiefen, in denen aus Lichtmangel die Farben nicht gesehen werden können, sind in der Regel durch gleichmäßige Färbung ausgezeichnet. Diese kann sehr wohl darauf beruhen, daß jeder nicht durchsichtige Gegenstand eine Farbe haben muß. Die Farben der im Lichte lebenden Wassertiere sind selten gleichmäßig, sondern meist Farbenmuster, sind bei Männchen und Weibchen verschieden, treten zur Brunstzeit an besonders sichtbaren Körperteilen auf und lassen sich daher nur verstehen, wenn sie gesehen werden.

Auf einem andern Wege, nämlich durch Untersuchung der bei Belichtung in der Netzhaut entstehenden elektrischen Ströme mittels eines Saitengalvanometers hat FRÖHLICH das Vorhandensein eines Farbensinnes bei Cephalopoden nachzuweisen versucht. Diese Aktionsströme des lebenden Auges sind bei den Tintenfischen sehr stark, bis zu 0,01 Volt. Konstante Belichtung ruft nicht konstante, sondern oszillierende Ströme hervor. Die verschiedenen Farben wirken verschieden, indem sie Erregungen verschiedener Frequenz erzeugen. Bei den roten und gelben Strahlen sind die Oszillationen wenig zahlreich, nehmen dann in grün und blau zu und erreichen ihr Maximum in blauviolett, um in violett wieder abzunehmen. Wird die Helligkeit einer Farbe gesteigert, so nimmt die Frequenz der Erregung nur wenig zu, wohl aber steigert sich die Intensität derselben. Aus diesen Beobachtungen zu schließen, daß die verschiedenen Farben auf das zentrale Nervensystem verschieden einwirken, also gesehen werden, erscheint zurzeit noch nicht angängig, denn sie wurden an herausgeschnittenen Netzhautstücken gemacht, brauchen also nicht normal zu sein, wofür auch die Tatsache spricht, daß sie in hohem Grade von der Temperatur abhängen, während es doch höchst unwahrscheinlich ist, daß die Farbenempfindungen von der Temperatur beeinflußt werden. Jene Beobachtungen sind auch verständlich, wenn die Farben als Helligkeitsunterschiede wahrgenommen werden. Hier müssen Dressurversuche Aufschluß geben. Auch bei Vögeln hat diese Methode nicht zu sicheren Ergebnissen geführt.

Dagegen konnte HAHN durch Fütterungsversuche zeigen, daß Hühner die verschiedenen Farben wie ein normaler Mensch unterscheiden, und daß die Annahme von HESS, daß diese Tiere relativ blaublind seien, nicht richtig ist. Dieser Eindruck wird dadurch leicht hervorgerufen, daß Hühner blaugefärbte Körner nicht kennen, da sie in der Natur nicht vorkommen, und sie daher zuerst verschmähen. Sie picken dann zunächst nur nach solchen Körnern, die mit rotem bis hellblauem Licht bestrahlt werden bzw. künstlich so gefärbt worden sind. Allmählich gewöhnen sie sich aber auch an blaue und violette Körner und können diese von gleich hellen grauen unterscheiden, denn ein Huhn, das noch nicht blaue Körner gepickt hat, sucht aus einem Gemisch von verschieden grauen und verschieden blauen Körnern zuerst alle grauen heraus, ein Beweis, daß ihnen jene beiden Sorten nicht gleich erscheinen. Wenn Hühner alle Farben erkennen können, so werden die übrigen Tagvögel sich wahrscheinlich ebenso verhalten, ein Schluß, der mit Rücksicht auf die Schmuckfarben und die Theorie der sexuellen Zuchtwahl von größter Bedeutung ist.



XIII. Kapitel.

Die Augen der Wirbeltiere.

Wir erinnern zunächst an die wichtigsten Tatsachen aus der **Ontogenie** des Auges, indem wir auf die Erklärungen zu den Fig. **603 A** bis **607** verweisen, weil sie zum Verständnis mancher anatomischer Verhältnisse unbedingt nötig sind. Die Augenspalte greift auch auf den Opticus über, da dessen Ventralfläche ebenfalls eingestülpt wird (**607**). Sie reicht also von diesem bis zur Iris. Ihre Bedeutung ist eine doppelte: sie gibt dem gefäßreichen Mesoderm Gelegenheit zur Einwanderung, und die Fasern der Sehzellen können auf dem kürzesten Wege sich zum Opticus vereinigen. Da die Spalte bei vielen Fischen, Amphibien und Sauropsiden an gewissen Stellen offen bleibt, gibt sie durch einwanderndes, blutgefäßreiches Bindegewebe Anlaß zur Entstehung von eigentümlichen Bildungen, welche bei den Knochenfischen als Processus falciformis vom Opticus bis zur Iris reichen (**623**), während sie bei Amphibien auf die Irisregion (**647** *F*) sich beschränken und bei Sauropsiden uns als gliöse Wucherungen an der Opticuspapille (Zapfen der Reptilien, **656**; Pecten der Vögel, **667**) entgegentreten. Das durch die Augenspalte einwandernde Bindegewebe führt Blutgefäße mit sich, welche sich bei Anuren, Knochenfischen und Sauropsiden an der Grenze des Glaskörpers in der sogenannten Membrana hyaloidea dauernd erhalten und Ausläufer in die Sehschicht entsenden. Bei Säugern wird auf diese Weise während der Embryonalzeit die im Innern des Glaskörpers bis zur Linse vordringende Arteria hyaloidea (**699**) erzeugt, welche die Arteria centralis des Opticus fortsetzt.



Fig. **603 A**. Dorsalansicht eines Embryos von *Acanthias vulgaris* von 2,1 mm. Körperlänge. $^{20}/_1$. Nach LOCY.

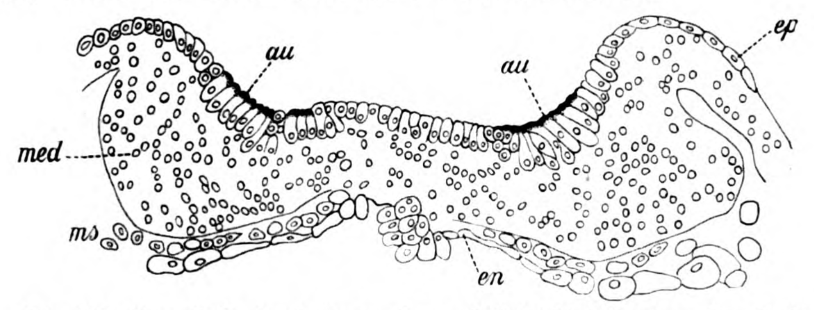


Fig. **604**. Querschnitt durch den vordersten Teil der Medullarrinne eines Embryos von *Rana palustris* nach EICLESHEIMER. $^{180}/_1$. *au* Sehgrube, *en* Entoderm, *ep* Epidermis, *med* Medullarrinne, *ms* Mesoderm. **603 A** u. **604** zeigen, daß das Auge der Wirbeltiere sich zuerst anlegt, als eine seichte Grube an den Seitenwänden der noch nicht geschlossenen Medullarrinne. Nach Verschluß derselben erfolgt die Bildung der Augenblase (**605**). Bei *Rana* erhalten die Augengruben sogar Pigment, welches aber wieder verschwindet und daher nicht unbedingt einen atavistischen Charakter zu haben braucht.

Die Grundzüge des Baus eines Wirbeltierauges werden hier als bekannt vorausgesetzt.

Bezüglich der Bezeichnungen der einzelnen Augenregionen vergleiche der Leser Fig. **623** und **673**. Die histologischen Verhältnisse sind besonders im Abschnitt über das Auge der Säuger berücksichtigt worden. Unter „Retina" oder „Sehschicht" verstehen wir im folgenden immer das innere Blatt des Augenbechers, dessen äußeres wir als „Pigmentschicht", „Deckepithel", „Tapetum nigrum" oder als „Stratum pigmentosum" bezeichnen. Retina kommt

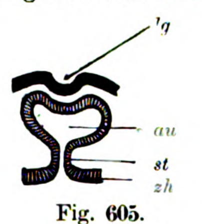


Fig. **605**.



Fig. **606**.

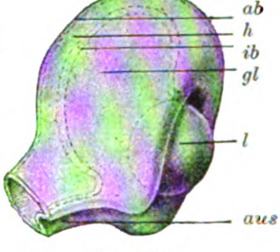


Fig. **607**.

Fig. **605**–**607**. Schemata zur Entwicklung des Wirbeltierauges nach O. HERTWIG. Das Auge entwickelt sich nach Verschluß der Medullarrinne als Ausstülpung des Zwischenhirns und bildet zunächst die primäre Augenblase (**605** *au*), welche durch einen hohlen Stiel (*st*), den späteren Opticus mit ihm zusammenhängt. Indem die Augenblase das Ectoderm berührt, übt sie auf dieses einen Reiz aus, welcher zur Bildung einer Grube (*lg*) und später zur Abschnürung der Linse (*ls*) führt. Die Linse ist daher ursprünglich hohl und steht vorübergehend durch einen Epithelstrang (**606** *lst*) mit der Epidermis in Verbindung. Indem die Linse gegen die Außenwand der Augenblase drückt, stülpt sie diese zum „Augenbecher" ein, dessen Bildung zuweilen auch unabhängig von der Berührung mit der Linse erfolgt. Gleichzeitig wuchert Bindegewebe von unten her zwischen Sehnerv (*Sn*) und Linse (*l*) durch die fötale Augenspalte (*aus*) in den Augenbecher ein und wird zum Glaskörper (*gl*). Aus dem äußeren Blatt des Bechers entwickelt sich die Pigmentschicht, aus dem inneren die Retina(Sehschicht).

nicht von rete, Netz, sondern nach HYRTL von einem arabischen Wort, welches Hülle (des Glaskörpers) bedeutet, sollte daher nicht mit Netzhaut übersetzt werden. Eine Verständigung ist noch nötig über die folgenden Bezeichnungen von Augenregionen: vorn = Cornealgebiet, hinten = Augenhintergrund, innen = vitralwärts, außen = scleralwärts, oben = dorsalwärts, unten = ventralwärts, meridional = von vorn nach hinten, äquatorial = senkrecht hierzu.

A. Spezielle Schilderung der Augen der einzelnen Klassen.

1. Cyclostomen.

Bei den Rundmäulern finden wir infolge der halbparasitischen Lebensweise eine ausgesprochene Tendenz zur Rückbildung der Augen, welche bei den marinen Gattungen *Myxine* und *Bdellostoma* in dem Fehlen von Cornea, Iris, Linse und Muskeln besonders deutlich zum Ausdruck kommt. Diese Gattungen sind offenbar blind. Bei der im Süßwasser lebenden *Geotria chilensis* finden wir hingegen ein silberglänzendes, etwa 10 cm langes Jugendstadium (*Macrophthalmia*) mit einem großen Auge, welches äußerlich ganz an dasjenige eines sehr großäugigen Knochenfisches erinnert (Durchmesser $2^1/_2$ mm in der Seitenansicht des Kopfes, der 4 mm hoch ist, so daß das Auge mehr als die Hälfte der Seitenfläche des Kopfes bedeckt (**611** A), silberweiße

Iris, flachgewölbte Cornea), während er später im Verhältnis zur Gesamtgröße kleiner wird und mehr in die Tiefe sinkt. Die Art scheint in der Jugend frei umher zu schwimmen, während sie später sich an Fische ansaugt. Bei *Petromyzon* ist das Auge der sich in den Sand eingrabenden Larve (abgesehen von ganz frühen Stadien) noch nicht funktionsfähig, während im ausgewachsenen Zustande alle wesentlichen Teile ausgebildet sind, so daß ein zwar sehr kleines und primitives, aber durchaus funktionsfähiges Sehorgan vorliegt. Aus diesem Verhalten der verschiedenen Gattungen geht hervor, daß das Auge sehr von der Lebensweise beeinflußt wird, so daß es einer besonderen Untersuchung bedarf, welche Verhältnisse als primitiv und welche als degeneriert anzusehen sind.

Petromyzon. Ganz kleine (12 mm), frei schwimmende *Ammocoetes*-Larven haben ein eigentümliches, blasenförmiges „Richtungsauge" (**608**), welches sich aus einem typischen Augenbecher durch starke Verdickung der retinalen (lateralen) Wand entwickelt. Diese besteht aus Sehzellen mit sehr großen Stäbchen und weiter nach außen aus den Zellen der inneren Körnerschicht und ganz außen aus den Ganglienzellen mit den Opticusfasern. Die kleine hohle Linse funktioniert noch nicht. Der Pigmentbecher läßt nur die von der Seite im rechten Winkel zur Körperlängsachse kommenden Strahlen zur Wahrnehmung gelangen, welche die dünne Haut leicht durchdringen. Während die Larve heranwächst, verdickt sich die Haut beträchtlich, so daß das Sehen nur sehr unvollkommen sein kann. Die Linse wird allmählich größer und ihr Hohlraum verschwindet bis auf einen kleinen Spalt (**609**), der auch im erwachsenen Zustand (**610**) sich erhält. Das kugelige Auge von *Ammocoetes* erreicht einen Durchmesser von 0,8 mm, wächst aber nicht in demselben Maße wie der Körper der Larve. Die Sehzellen haben nur im Zentrum des Augenbechers (**609** A), dorsal vom Opticus, Stäbchen in einer Schicht. Eine gliöse Schicht nach innen von den Opticusfasern ist vorhanden, wie bei *Petromyzon*. Alle Kernschichten sind dicker und reicher an Nuclei als bei diesem. Eine Iris fehlt oder ist nur klein.

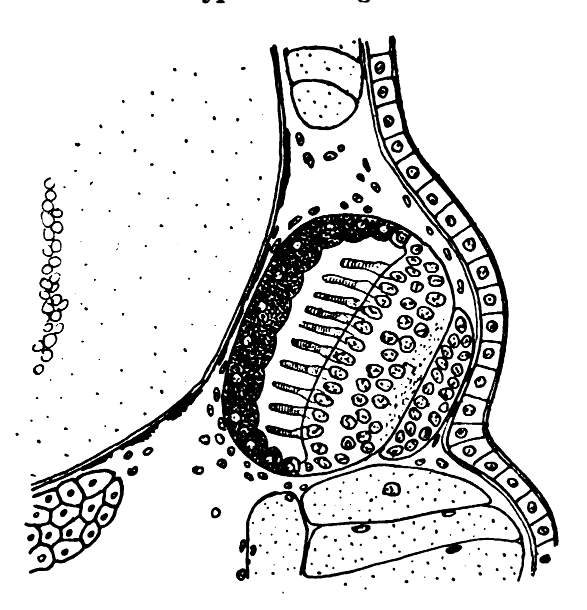


Fig. **608**. Querschnitt durch das Seitenauge (Richtungsauge) eines 12 mm langen *Ammocoetes* von *Petromyzon fluviatilis*, nach STUDNICKA. Links das Gehirn, darunter die Trabecula cranii, oben und unten Myotome, rechts die Anlage der Linse.

Während der Verwandlung nimmt das Auge an Größe zu bis zu einem Durchmesser von 4 mm bei 40—50 cm Körperlänge (**610**). Dabei

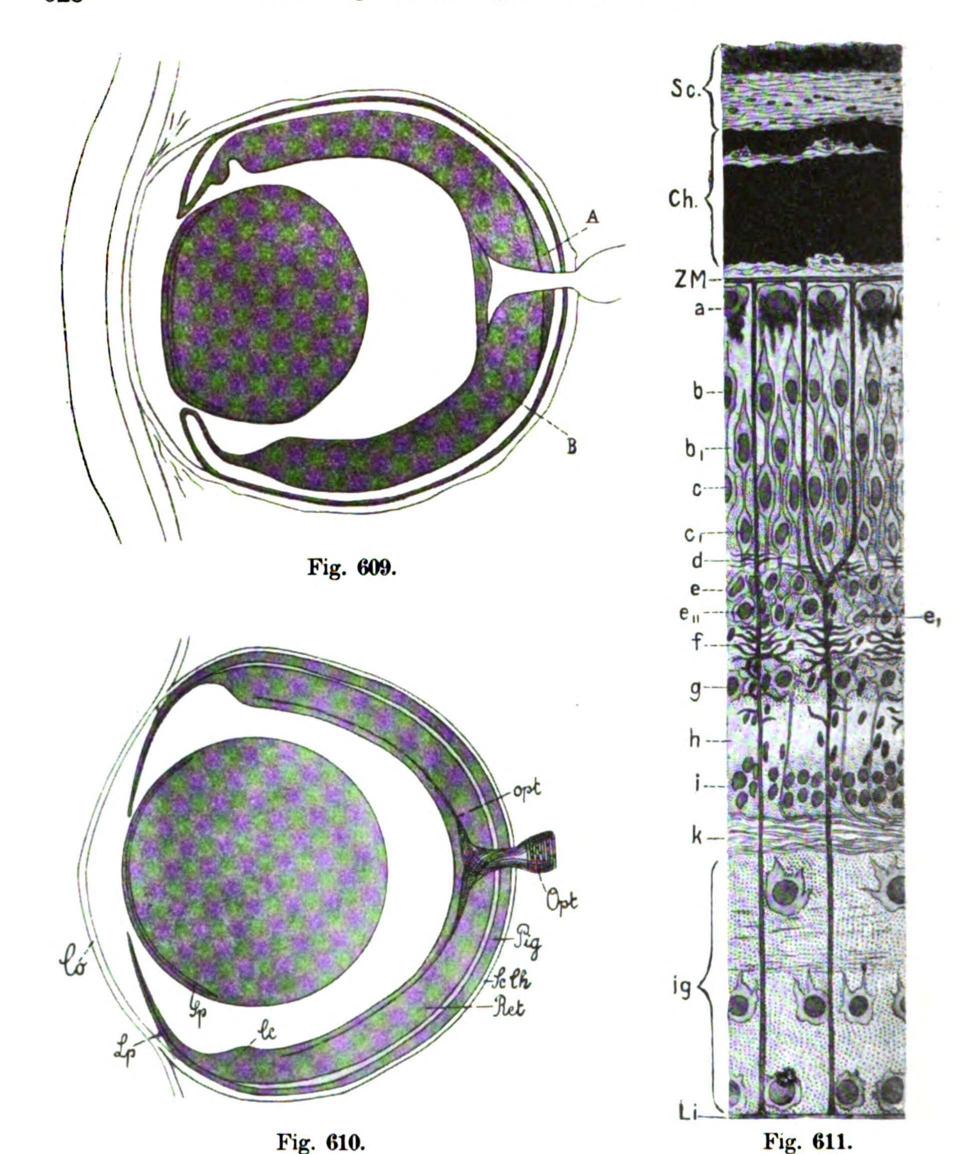


Fig. 609.

Fig. 610.

Fig. 611.

Fig. 609. Schnitt durch das Auge eines 20 cm langen *Ammocoetes* nach KOHL. *A* Bezirk der höher entwickelten Sehzellen mit Stäbchen, *B* Retina ohne Stäbchen.

Fig. 610. Schnitt durch das Auge eines erwachsenen *Petromyzon* von 16 cm Länge nach KOHL. *Cc* Corpus ciliare, *Co* Cornea, *Lp* Ligamentum pectinatum, *Opt* Opticus, *opt* dessen Faserschicht in der Retina, *Pig* Pigmentschicht, *ScCh* Sclerochorioidea, *Sp* spaltförmige Höhle in der Linse, welche im Leben vermutlich durch die Pupille bis ungefähr an die Cornea reicht.

Fig. 611. Retina des erwachsenen *Petromyzon planeri* nach KOHL, von dessen Deutung ich in manchen Punkten abweiche, *a* Pigmentepithel, *b*, *b*, Sehzellen mit Zapfen in zwei Reihen, *c*, *c*, ihre Kerne, *d* äußere reticuläre Schicht, *e*, *e*, *e*,, innere Körner, *g* Amakrinen, *f* und *h* innere reticuläre Schicht, *i* Ganglienzellen, *k* Opticusfasern, *ig* angebliche frühere Generationen von Ganglienzellen, vermutlich Gliazellen, *Li* Limitans interna, *ZM* angebliche, aber in Wirklichkeit fehlende Zwischenmembran, *Ch* Chorioidea, *Sc* Sclera.

wird auch die Linse größer, es bildet sich eine Iris aus, und die Haut verdünnt sich beträchtlich zu einer durchsichtigen Cornea. In der Retina entstehen überall kurze lichtempfindliche Außenglieder, welche gewöhnlich als Zapfen angesprochen werden. Ich sehe darin eine Grundform, die sich noch nicht in Stäbchen und Zapfen gesondert hat und die wegen ihrer ziemlich plumpen Form auch hier als Zapfen bezeichnet werden mag. Ihre geringe Länge kann auf Rückbildung beruhen oder ein primitives Merkmal sein. Die Retina zeigt im übrigen alle Schichten, also annähernd den typischen histologischen Bau (**611**). Da die hintere Augenkammer einen Glaskörper ohne Blutgefäße besitzt und 4 gerade und 2 schiefe Augenmuskeln vorhanden sind, so haben wir ein funktionsfähiges Wirbeltierauge einfachster Art vor uns, wie es wohl, abgesehen von seiner Kleinheit, den Stammformen zu eigen gewesen sein mag. Als primitiv hat auch die Eigentümlichkeit zu gelten, daß der Rectus inferior vom Abducens versorgt wird; er wandert bei den übrigen Gnathostomen nach vorn in das Bereich des Oculomotorius (vgl. I, S. 583). Ob auch die Insertion des Obliquus superior an der Ventralseite des Bulbus dicht neben dem Obl. inferior als primitiv anzusehen ist, bleibe dahingestellt. Zu diesen primitiven Merkmalen rechne ich ferner das Fehlen eines eigentlichen Ciliarkörpers (**610** *Cc*), welcher nur durch eine Erhebung der Retina mit etwas verlängerten Epithelzellen angedeutet ist, aber keine

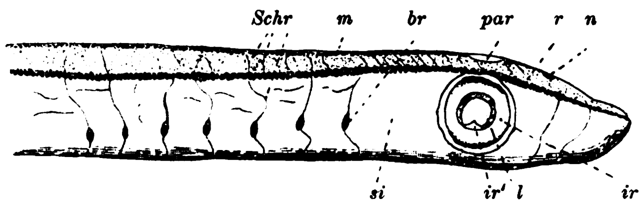


Fig. 611 A. Seitenansicht des Vorderendes von *Geotria chilensis* auf dem *Macrophthalmia*-Jugendstadium. $^4/_1$. *br* Kiemenspalten, *ir* Iris, *ir'* Vorsprung derselben, *l* Linse, *m* medianer Pigmentstreifen, *n* Nase, *par* Parietalfleck, *r* Randpigmentstreifen. *Schr* Schrumpfungslinien der Haut, *si* silberglänzende Seiten- und Bauchfläche. Orig.

Falten aufweist und sich auch nicht durch Fasern mit der Linse verbindet (nach Dücker fehlt auch diese Erhebung, es scheinen also individuelle Variationen vorzukommen); ferner die Tatsache, daß die pigmentierte Sclera zwar deutlich von der Chorioidea gesondert ist, aber keinen Knorpel enthält. Letztere führt viel schwarzbraunes Pigment, aber nur zarte Blutgefäße. In der Iris sind noch keine Muskeln beobachtet worden. Die sehr geringe Größe des Auges weist darauf hin, daß dieses primitive Sehorgan sich infolge der halbparasitischen Lebensweise etwas rückgebildet hat durch Stehenbleiben auf embryonaler Stufe. Dazu gehört auch die bedeutende Dicke der Retina und der im Alter ganz verschwindende Aufhängeapparat der Linse, welche bei der Larve durch einige zarte Fasern des subcutanen Bindegewebes vor der Iris gehalten wird. Ebenso sehe ich in dem merkwürdigen histologischen Verhalten der Augenmuskeln, welche neben Fasern mit typischer Querstreifung solche aufweisen, die nur an der Peripherie quergestreift, im Zentrum glatt sind, und solche, die überall glatt sind, ein Zeichen der Rückbildung, d. h. des Stehenbleibens auf embryonaler Stufe, wie ja auch die Augenmuskeln des Maulwurfs teilweise glatt sind. Als eigenartige progressive Charaktere deute ich die Bildung des Ligamentum pectinatum aus großen blasigen Zellen, den voll-

ständigen Verschluß der Augenspalte und die gliöse Schicht nach innen von den Opticusfasern, auf die ich gleich zu sprechen komme. Die in **609, 610** gezeichnete Lage der Linse hinter der Iris, wie bei einem Landtier, beruht wohl auf einer zufälligen Verschiebung im Präparat, denn auf Taf. II, Fig. 19 zeichnet KOHL die Linse des erwachsenen *Petr. planeri*, wie sonst bei Fischen, durch die Pupille bis fast zur Cornea reichend. Einige besondere Eigentümlichkeiten sind an der Retina und dem Opticus zu verzeichnen. Während bei *Ammocoetes* die Zapfen in einfacher Schicht liegen, finden wir sie bei *Petromyzon* (**611**) in zwei Schichten (b, $b_{,}$). Die Opticusfasern sind, wie auch schon bei *Ammocoetes*, in das Innere der Retina gerückt (bei k), indem sich nach innen von ihnen drei Lagen von Zellen (ig) vorfinden. Nach KOHL handelt es sich hier um drei Generationen von Ganglienzellen, welche nacheinander die Opticusfasern geliefert haben, bis sie schließlich von den Zellen g abgegeben werden. Diese Auffassung ist recht unwahrscheinlich, und auch bis jetzt nicht durch die Ontogenie bestätigt worden, denn wenn die großen Zellen der „inneren Grenzschicht" (ig) nicht mehr funktionierten, würden sie abgestoßen werden. Ich halte sie für gliöse Zellen, welche eine sehr dicke, aber äußerst zartfaserige reticuläre Schicht über den Opticusfasern (k) bilden und außerdem die durchsichtige Grundsubstanz des zellenlosen Glaskörpers ausscheiden, dessen zartes Faserwerk wie die Limitans interna ein Produkt der MÜLLERschen Stützzellen sein mag. Für die Bildung des Glaskörpers kommt der kaum vorhandene Ciliarkörper nicht in Betracht. Die Opticusfasern entspringen nach meiner Meinung aus der Schicht i, welche demnach das sog. Ganglion opticum darstellt. Die Zellen e, $e_{,}$, $e_{,,}$ deute ich als die sog. inneren Körner (Bipolaren) und g als sog. Amakrinen (Horizontalzellen), d. h. als Ganglienzellen, deren Ausläufer überwiegend sich seitlich ausbreiten. Alle diese Schichten sind bei *Ammocoetes* und jungen Petromyzonten relativ dicker und mit mehr Kernlagen versehen; die Zellen breiten sich also infolge des Wachstums mehr in einer Ebene aus. Die äußere reticuläre Schicht (d) ist sehr schmal, die innere f und h dick. In beiden bilden die Stützzellen seitliche, sich aufspaltende Ausläufer zur Befestigung der Grundsubstanz. In c und c' liegen die Kerne zu den zwei Lagen der Zapfen b, $b_{,}$. Die im Innenglied derselben gelegenen dichteren Massen sind nicht Kerne, sondern wohl fettartiger Natur wie bei vielen höheren Wirbeltieren. MOŽEJKO sieht in e, $e_{,}$, $e_{,,}$ Vorläufer der Stäbchenzellen, die auf höherer phyletischer Stufe aus ihnen entstanden sein sollen. Da aber die äußere reticuläre Schicht d zwischen c und e liegt, ist diese Auffassung unwahrscheinlich. Ich halte die Retina von *Petromyzon* für primitiv, weil nur eine Grundform rezipierender Elemente vorhanden ist. Die spätere Sonderung in Stäbchen und Zapfen ist aber angedeutet durch die zweischichtige Anordnung, denn die äußeren, mehr freiliegenden konnten zu den langen Stäbchen auswachsen, während die inneren, räumlich mehr beengten zu den kürzeren Zapfen wurden, wobei sie mehr in die Breite wuchsen. Die äußere (c, $c_{,}$) und die innere (e, $e_{,}$, $e_{,,}$) Körnerschicht, sowie die beiden reticulären Schichten (d, h) zeigen das für alle Wirbeltiere typische Verhalten. Als besondere Erwerbung ist die innere gliöse Grenzschicht (ig) anzusehen. Die MÜLLERschen Stützzellen enden, wie gewöhnlich, an einer Limitans externa, welche zwischen $b_{,}$ und c verläuft und von KOHL übersehen wurde. Die „Zwischenmembran" ZM existiert nicht.



Zusammenfassend können wir sagen: Das *Petromyzon*-Auge ist als ein sehr primitives Wirbeltierauge von besonderem Interesse. In dieser Beziehung sind zu nennen das Fehlen des Ciliarkörpers, eines Aufhängeapparates der Linse, von Zellen und Blutgefäßen im Glaskörper, vielleicht auch von Irismuskeln, und der Mangel einer Sonderung der perzipierenden Elemente in Stäbchen und Zapfen; ferner die Innervierung des Rectus inferior durch den Abducens. Eine eigenartige progressive Weiterentwicklung offenbart sich in der gliösen Grenzschicht der Retina wie auch im Verschluß der embryonalen Augenspalte. Eine durch die halbparasitische Lebensweise bedingte morphologische Rückbildung tritt uns in dem teilweisen Stehenbleiben auf embryonaler Stufe (geringe Bulbusgröße, Linsenspalt, Kürze der Zapfen, unvollkommene Querstreifung der Muskeln) entgegen. Trotzdem funktionieren alle Teile des Auges, von einer physiologischen Rudimentation kann nicht die Rede sein.

Von dem ***Macrophthalmia***-Stadium der *Geotria chilensis* konnte ich ein schlecht konserviertes Exemplar untersuchen, welches ich 1895 im Llanquihue-See (Süßwasser) bei Puerto Mont gesammelt hatte. Es imponiert durch die bedeutende Größe der Augen (**611** A), deren Iris wie die Seiten- und Bauchwand des Körpers silbern gefärbt ist. Die Rückenfläche von Kopf und Rumpf war im Leben schwarzblau gefärbt und geht im stumpfen, fast rechten Winkel in die Seitenwand über. Das Auge reicht mit seinem Dorsalrande bis an diese dunkle Region. Die Körperfärbung und das riesige Auge weisen auf eine pelagische Lebensweise hin, wie wir sie aus allgemeinen Gründen (vgl. I, S. 488, 579) für die Präcranioten annehmen müssen, während die Hornzähne des Saugmundes erkennen lassen, daß der Uebergang zum temporären Parasitismus sich schon vollzogen hat. Man darf danach annehmen, daß die Cyclostomen ursprünglich große Augen hatten. Jenes Auge scheint im allgemeinen mit dem von *Petromyzon* übereinzustimmen, nur die Retina und die Linse erinnern an *Ammocoetes*. Diese weist einen großen Hohlraum in der äußeren Hälfte auf, dessen innere Wand von einem halbkugeligen Polster gebildet wird. Dieses besteht an der Peripherie aus dünnen Fasern mit Kernen, im übrigen aus einer vakuoligen, kernlosen, vielfach von schwarzem Pigment durchsetzten Masse, die ich für degenerierte Zellen halte. Die äußere Wand der Linse ist ein einschichtiges, niedriges Epithel. Die kugelige (Durchmesser ca. 700 μ) Linse ist also auf embryonaler Stufe stehen geblieben. Sie schiebt sich durch die Pupille bis fast an die Cornea, zeigt also die typische Lage einer Fischlinse (**623**). Der Silberglanz der Iris beruht wie bei der Haut auf straffen Bindegewebsfasern des Stromas. Die Iris springt gegen den unteren Linsenrand mit einer dreieckigen Platte (von außen gesehen) vor (*ir'*), deren Bedeutung fraglich blieb (vielleicht eine bindegewebige Papille mit Retractormuskel wie bei Teleosteern). Die Chorioidea ist dünn, pigmentreich und von der ebenfalls pigmentierten Sclera nur undeutlich abgesetzt. Die perzipierenden Elemente liegen in einer Schicht und sind 34 μ lange, dünne, spitz auslaufende Gebilde, so daß sie als Stäbchen bezeichnet werden müssen. Die zugehörigen Kerne liegen in 6—8 Lagen, und zwischen ihnen und den Stäbchen erstreckt sich eine deutliche Limitans externa. Es folgt eine ziemlich breite äußere retikuläre Zone und dann eine sehr kernreiche (über 20 Lagen), dicke Partie, welche ich als Amakrinen, innere Körner und Ganglienzellen deute. Die Opticusfaserschicht und die dicke gliöse

Grenzschicht mit 3 Kernzonen bieten nichts Besonderes. Einzelheiten lassen sich infolge der schlechten Erhaltung nicht erkennen. Das Pigment in der Linse beweist, daß trotz der Größe des Auges schon die Degeneration begonnen hat. In den langen einschichtigen Stäbchen sehe ich ein primitives Merkmal (vgl. dazu das S. 706 über die Phylogenie der Stäbchen und Zapfen Gesagte), das ebenfalls in dem Richtungsauge von *Ammocoetes* (**608**) vorliegt. Das *Macrophthalmia*-Auge kann als das primitivste, zurzeit bekannte Sehorgan eines Wirbeltieres gelten, wenn wir vom *Amphioxus* absehen.

***Bdellostoma stouti* und andere Arten.** Das Auge des erwachsenen Tieres steht auf der Stufe eines weit geöffneten Bechers ohne Iris, dessen inneres retinales Blatt etwas dicker ist als das äußere, pigmentfreie Deckepithel. Das Auge liegt unter einer durchsichtigen Hautstelle, die sich aber größtenteils vor ihm ausbreitet, und wird von Fett umgeben, welches dasselbe zuweilen ganz einhüllt. Wie so viele rudimentäre Organe ist es sehr variabel, namentlich bezüglich der Gestalt, der Dicke der Retina, des Vorhandenseins oder Fehlens einer Augenspalte und der Größe, welche durchschnittlich 1,3 : 0,8 mm beträgt. Eine Linse wird als Verdickung der Epidermis (**612** A) angelegt, nachdem der Augenbecher das Ectoderm berührt hat, bildet sich aber später vollständig zurück, weil die Berührung aufgehoben wird. Wenn diese Anlage zur Seitenlinie gehörte (Dean), so würde sie nicht verschwinden.

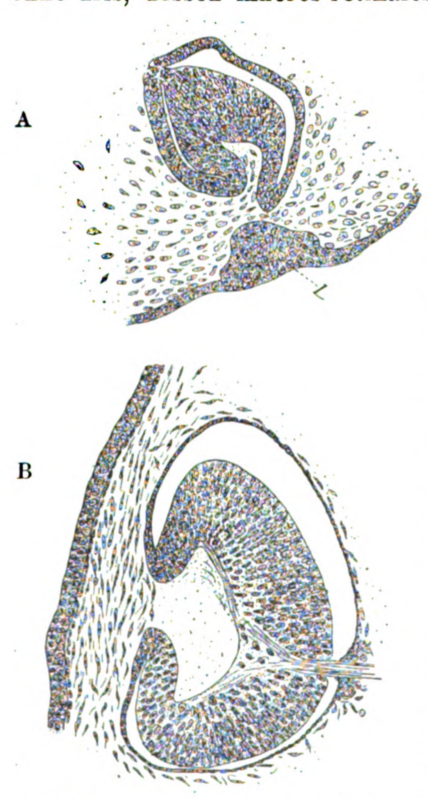


Fig. **612**. Schnitt durch die Augenanlagen von *Bdellostoma stouti* nach Stockard. **A** von einem 15 mm langen Embryo. *L* die Anlage der Linse gleich nach dem der Augenbecher sich von ihr zurückgezogen hat. **B** von einem älteren Embryo. Auf diesem Stadium bleibt das Auge im wesentlichen stehen.

Eine Iris fehlt im allgemeinen, wird aber zuweilen durch starke Verdünnung der beiden Epithelschichten an der Oeffnung des Bechers angedeutet. Diese Oeffnung ist meist sehr weit und die Höhlung des Bechers wird erfüllt von einer durchsichtigen, glaskörperähnlichen Masse. Eine zarte bindegewebige Hülle kann als Sclera angesehen werden und ihr legt sich nach innen eine dünne Chorioidea an. Augenmuskeln und Pigment in der Pigmentschicht fehlen, erstere werden auch nicht embryonal angelegt. Versuche haben gezeigt, daß die Tiere vollständig blind sind. Der feinere Bau der Netzhaut stimmt zu diesem Ergebnis, denn die in einer Schicht angeordneten Sehzellen besitzen keine perzipierenden Elemente. Die Schicht der inneren Körner ist schwach entwickelt. Die innerste Schicht mit großen Kernen

ist vermutlich auch hier gliöser Natur; die Ganglienzellen würden sich dann eng an die inneren Körner anschließen. Die Fasern der Ganglienzellen laufen zerstreut zum Opticus und kreuzen sich an dessen Eintrittsstelle. Der Nerv besitzt eine dicke gliöse Einlagerung, namentlich in der Achse, mit längsgestellten Kernen.

Myxine glutinosa. Das Auge ist weit mehr rückgebildet als das von *Bdellostoma*. Bei einer Körperlänge von 30 cm und mehr liegt es als ein elliptischer Körper von 0,5 mm Länge und 0,4 mm Höhe unter einer 1/2 bis 1 mm dicken Schicht von Haut und Muskeln und dicht über dem Ramus cutaneus des Trigeminus (**613**). Die Haut

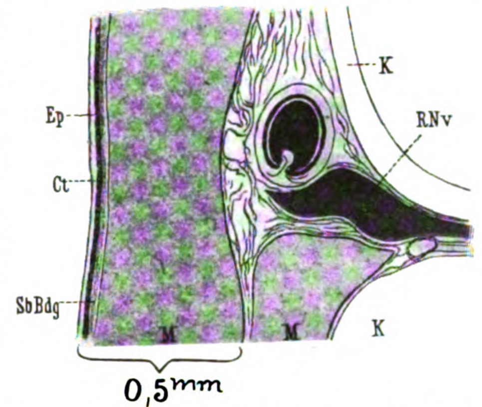


Fig. **613**. Querschnitt durch das Auge von *Myxine* nach KOHL. 20/1. *M* Muskel, *SbBdg* subcutanes Bindegewebe, *Ct* Cutis, *Ep* Epidermis, *RNv* erster Ast des Trigeminus, *K* Knorpel. Am unteren Rande ist die fötale Augenspalte zu sehen.

ist über dem Auge unverändert. Dieses bleibt durch embryonale Hemmung auf dem Stadium eines zweischichtigen Bechers mit enger Oeffnung stehen, welche in der Pupillarregion (**613**) ziemlich tief ist und gegen die Ventralseite zu allmählich flacher wird. Sie ist nichts anderes als die persistierende fötale Augenspalte, durch die ein kurzer pilzförmiger Pfropf von Bindegewebsfasern (**613**, der helle Fleck) eindringt. Der ganze übrige Hohlraum des Bechers wird eingenommen durch die enorm verdickte Retina, so daß

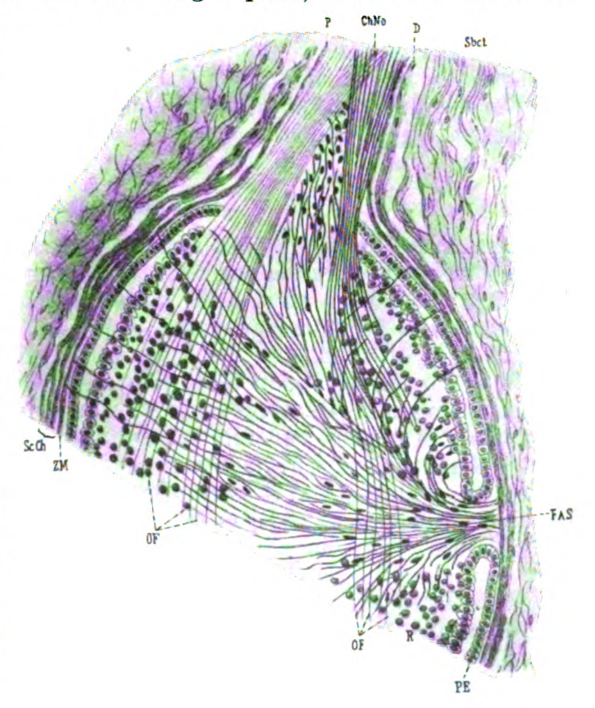


Fig. **614**. Horizontalschnitt durch das Auge von *Myxine* nach KOHL. 200/1. *ChNo* Chiasma, *D* Durahülle, *FAS* Augenspalte, *OF* Opticusfasern, *P* Piahülle des Augennerven, *PE* Deckepithel ohne Pigment, *R* Retina, *Sbct* subcutanes Bindegewebe, *ScCh* Sclera, *ZM* Zwischenmembran = Chorioidea. Die Abbildung ist insofern überholt, als DÜCKER zeigte, daß die durch die Augenspalte eintretenden Bindegewebsfasern nicht mit den Stützfasern der Retina zusammenhängen, und daß letztere auch nicht die Sehzellen und das Deckepithel durchdringen.

Linse und Glaskörper fehlen. Die Sehzellen sind kurz stumpfkegelförmig, ohne perzipierende Elemente. Die übrigen Schichten sind schwer voneinander zu unterscheiden. Die Hauptmasse, welche bis zu dem Bindegewebspfropf (**614** *fas*) vordringt, scheint mir auch hier eine gliöse Substanz zu sein, welche von vielen langen Stützzellen durchzogen wird. Kohl zeichnet es so, als ob die Bindegewebsfasern durch Retina und Deckepithel hindurch bis zur Chorioidea (*ZM*) sich fortsetzen, was sehr unwahrscheinlich ist. Nach Dücker sind die Fasern des Pfropfens getrennt von den Stützfasern, und letztere durchdringen nicht das Deckepithel, welches ohne Pigment ist. Die ganze Retina wird durchsetzt von den Opticusfasern, welche keine einheitliche Schicht bilden und sich an der Nervenwurzel teilweise kreuzen (**614** *ChNo*). Augenmuskeln, Ciliarkörper, Iris, Linse und Glaskörper fehlen. Die Chorioidea ist sehr zart, die Sclera etwas dicker; beide setzen sich auf den Nerven als Scheiden desselben fort. Dieser ist sehr schwach und enthält außer den Nervenfasern nur wenige Gliazellen. Auch dieses Auge ist sicher blind. Die bekannte Disharmonie der Teile rudimentärer Organe kommt an ihm in der enorm verdickten Retina zum Ausdruck.

Zusammenfassend können wir sagen, daß bei *Bdellostoma* und noch mehr bei *Myxine* das blinde Auge stark rückgebildet ist und auf früher embryonaler Stufe als zweischichtiger Becher ohne Iris, Linse, Pigment, Augenmuskeln und bei *Myxine* auch ohne Glaskörper stehen bleibt, während bei *Petromyzon* die Degeneration nur in der Kleinheit des Auges und vielleicht auch in der Kürze der Außenglieder zu Tage tritt, das im übrigen noch funktioniert und außerdem eine Reihe primitiver Merkmale aufweist. Das bis auf die Linse ganz normale Auge der *Macrophthalmia*-Larve von *Geotria* mit seinen langen Stäbchen und das fast normale von *Petromyzon* sprechen dafür, daß die Rundmäuler ursprünglich wohlentwickelte Sehorgane besessen haben. Allen Cyclostomen ist die Kreuzung der Opticusfasern an der Eintrittsstelle des Nerven und, wie es scheint, eine dicke gliöse innere Grenzschicht der Retina eigentümlich.

2. Selachier.

Das Auge liegt, wie bei den meisten Fischen, an den Seiten des Kopfes und ist dadurch vor dem Wasserdruck geschützt. Der Nachteil, nicht nach vorn bzw. nach hinten sehen zu können, wird bei den am Tage nach Beute ausgehenden Arten durch die Augenmuskeln und dadurch ausgeglichen, daß die Linse durch die Pupille hindurch an die gewölbte Cornea herantritt (**615, 618**) und auch Strahlen von vorn oder hinten aufnimmt. Im Gegensatz zu den übrigen Fischen besitzen die Selachier ein oberes und ein unteres mit kleinen Placoidschuppen besetztes **Augenlid** mit horizontaler Lidspalte. Bei *Acanthias* sind beide beweglich, während bei *Mustelus* und *Scyllium* das untere unbeweglich ist, aber dafür eine bewegliche Falte (**Nickhaut**) besitzt. Beim Hammerhai läßt sich nicht ein oberes und ein unteres Lid unterscheiden, sondern nur eine Ringfalte und eine Nickhaut. Eine solche unbewegliche Ringfalte kann als das erste Stadium der Lidbildung angesehen werden, aus dem später ein getrenntes oberes und unteres Lid hervorgehen. Bei den Rochen sind beide Lider festgewachsen, und das Abblenden des Lichts erfolgt durch einen gelappten Fortsatz der dorsalen Iris



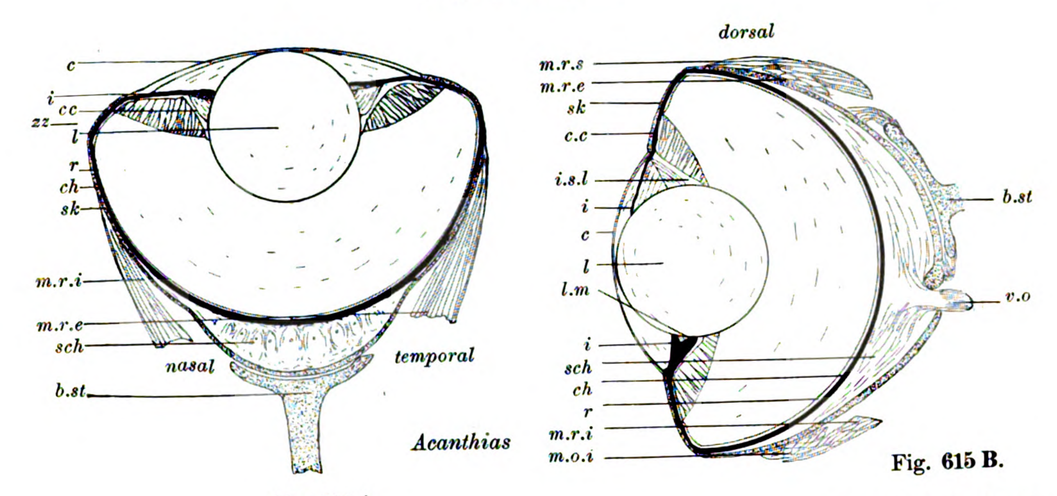


Fig. 615 A.

Fig. 615 B.

Fig. 615—618. Augen von Selachiern nach Franz. 615 *Acanthias acanthias*. $^2/_1$. A Horizontal-, B Vertikalschnitt. 616 *Selache maxima*, Vertikalschnitt. $^1/_1$. 617 *Torpedo*, Vertikalschnitt. $^8/_1$. 618 *Spinax spinax*, Vertikalschnitt. $^3/_1$. *bst* Bulbusstütze, *c* Cornea, *c.c* Corpus ciliare, *ch* Chorioidea, *i* Iris, *l* Linse, *lm* Linsenmuskel, *l.s.l* Ligamentum suspensorium lentis, *m.r.e*, *m.r.i*, *m.r.s* Musculus rectus externus, internus, superior, *m.o.i* Musculus obliquus internus, *r* Retina, *sch* Suprachorioidea, *sk* Sclera, *v.o* Opticusscheide, *z.z* Zonula Zinnii.

m.r.s
m.o.i
c.c
o
i
l
r
ch
sk
m.r.i
m.o.i
b.st
v.o
Selache

Fig. 616.

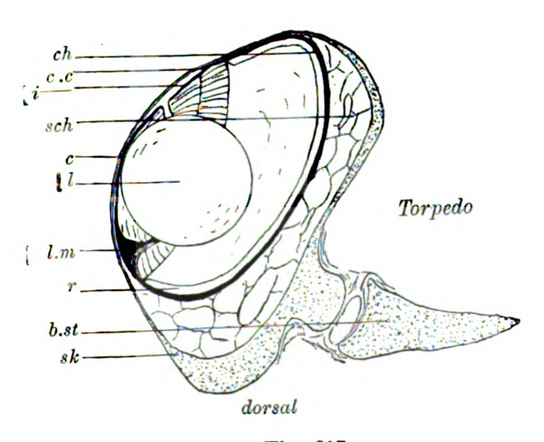


Fig. 617.

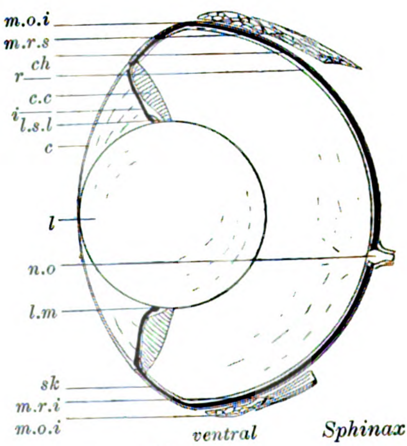


Fig. 618.

(Operculum pupillare, 1664 von Steno entdeckt), welcher über die Pupille gelegt werden kann. Bei *Trygon* ist er ungeteilt. An dem **Bulbus** kann man ein kleineres vorderes und ein größeres hinteres Segment unterscheiden, welche in der sog. Aequatorialebene ineinander übergehen, entweder allmählich (*Spinax*, **618**) oder scharf abgesetzt (*Acanthias*, **615**). Ist die Sclera dünn (**618**), so hat das Auge eine ellipsoidische Form, während bei stärkerer Entwicklung der Knorpelhülle und der Subchorioidea (**615—617**) das hintere Augensegment so sehr überwiegt, daß die Gestalt des Bulbus unregelmäßig halbkugelig wird. Bei den Rochen liegt das Auge auf der Dorsalseite und ist nach oben hin so verlängert, daß es aus der Körperoberfläche hervorragt (**617**) und bei manchen Arten eine ganz unregelmäßige Gestalt annimmt. Die durchsichtige lamellöse dünne **Cornea** erscheint von vorn gesehen meist als horizontale Ellipse. Sie ist meist mäßig gewölbt (**615, 617, 618**), hingegen bei *Selache* (**616**) und *Lamna* flach. An ihrer Innenfläche ist nichts von einer Membrana Descemetii und

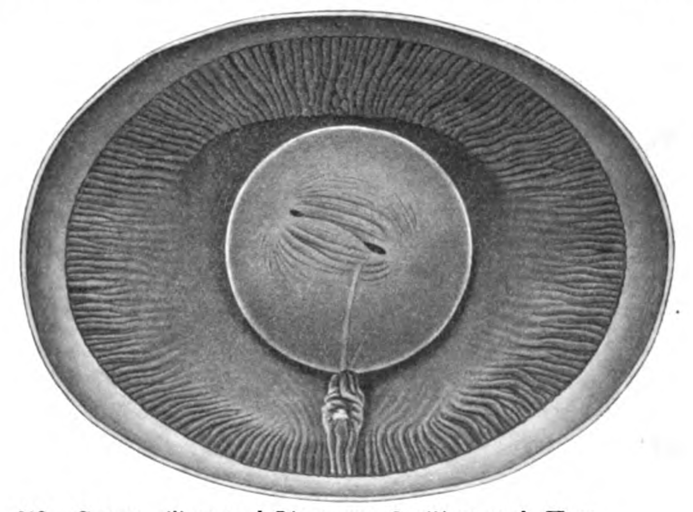


Fig. **619**. Corpus ciliare und Linse von *Scyllium* nach Hess.

einem Endothel zu sehen. Ebenso fehlt ein Ligamentum pectinatum zwischen Iris und Augenwand. Die Cornea wird umgeben auf der Vorderfläche des Auges von einer undurchsichtigen fibrösen Zone, welche keinen Knorpel enthält und daher meist zur Cornea gerechnet wird. Dieser undurchsichtige Abschnitt ist dorsal und ventral am breitesten, weil von hier das Ligamentum suspensorium lentis (*l.s.l*) und der Linsenmuskel (*l.m*) entspringen. Die Pupille der Nachtselachier (*Scyllium, Selache, Torpedo*) zieht sich bei Tage bis auf einen sehr schmalen Spalt zusammen, während sie bei Tagformen (*Mustelus, Acanthias*) bei Belichtung klein, bei Tiefenbewohnern (*Spinax, Chimaera*) viel größer ist (**620**). Die Irismuskeln (Sphincter und Dilatator) gehen, wie bei Knochenfischen (s. diese) und höheren Wirbeltieren, aus den Epithelzellen des äußeren Blattes hervor. Die Linse zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei Ganoiden und Teleosteern, entsteht aber als ein solider Ectodermpfropf, indem erst sekundär eine Höhle auftritt. Sie ist fast kugelrund, wobei die Seh-

achse etwas kleiner ist als der Durchmesser im Aequator. Ihre Radiärlamellen sind sehr regelmäßig angeordnet und äußerst zahlreich (*Spinax niger* 1172, *Chimaera* 3880). Bei den nach oben schauenden Rochen und bei den Taghaien sind die Linsen im Verhältnis zur Körperlänge kleiner als bei Dunkelformen (*Scyllium, Spinax, Chimaera*). Ihre starre Form macht eine Akkommodation durch Aenderung der Gestalt unmöglich. Die regelmäßigen und radiären Falten des **Corpus ciliare** sind gut ausgebildet (**619**) und setzen sich meist bis auf die Innenfläche der Iris fort. Sie bestehen aus den zwei Epithelblättern des Augenbechers und dem Bindegewebe der Chorioidea mit zarten Blutgefäßen, entbehren aber der Ciliarmuskeln. Von dem pupillaren Rande der Falten spannt sich ein gelatinöses Häutchen zum Aequator der Linse aus, welches zugleich den Glaskörper nach vorn begrenzt (**615** A, *z. z*). Es ist als ein Homologon der Zonula Zinnii der höheren Wirbeltiere anzusehen, und wird von den Falten des Ciliarkörpers ausgeschieden. Im dorsalen Viertel des Auges verdickt sich die Zonula zum **Linsenaufhängeband** (**Ligamentum suspensorium lentis**; **615** B, **618** *l. s. l*). Gegenüber ventral liegt zu beiden Seiten und auf der Spitze einer

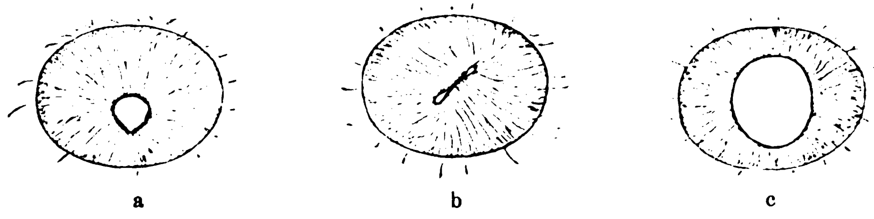


Fig. **620**. Schema der Iris links der Nachtselachier bei Belichtung, in der Mitte von Tagselachiern, rechts von Tiefenformen. Nach FRANZ.

Papille des Corpus ciliare der **Linsenmuskel** (*l. m*), welcher zusammen mit dem Ligament und der Zonula die Linse in ihrer Stellung hält. Die Papille ist makroskopisch erkennbar (**619**) und besteht aus Bindegewebe mit Gefäßen für die Fasern des Linsenmuskels, welche nur mikroskopisch zu sehen sind. Der Papille schmiegen sich die beiden Epithellagen des Augenbecher an, und aus ihren Zellen gehen die zarten pigmentierten Fasern des Linsenmuskels hervor, die demnach gleich den Irismuskeln umgewandelte Epithelzellen sind. Sie heften sich im Aequator der Linse an. Bei *Acanthias* (**615**) und *Chimaera* rückt die Papille fast bis an den Pupillarrand der Iris, bei *Spinax* (**618**) bis an diesen. Der Linsenmuskel ist stets schwach ausgebildet, viel schwächer als bei Teleosteern, bei denen er unter dem Namen Campanula Halleri bekannt ist und dem Processus falciformis aufsitzt, welcher bei Selachiern nur in Gestalt jener Papille vorhanden ist. Aus der Schwäche des Muskels erklärt es sich, daß eine Akkommodation durch Veränderung der Stellung der Linse fehlt. Es ist anzunehmen, daß die Papille dadurch entsteht, daß Bindegewebe in die fötale Augenspalte einwandert. Ich deute diese Bildung als ein Vorstadium des Processus falciformis der Knochenfische, nicht als eine Rückbildung, denn es ist schwer zu verstehen, daß eine solche Akkommodationseinrichtung sich wieder rückbilden konnte, nachdem sie einmal aufgetreten war. Für die **Sclera** ist die bald dünne (*Spinax* **618**; *Chimaera*), bald mittelstarke (*Acanthias* **615**), bald sehr dicke (*Selache, Torpedo*,

616, 617) Knorpelschicht charakteristisch, welche hyalin oder faserig ist und innen und außen von einer dünnen bindegewebigen Faserschicht bedeckt wird. Sie enthält bei *Mustelus* und manchen Rochen Einlagerungen von Kalk. Die Dicke des Knorpels steigt in demselben Maße als die Augenmuskeln stärker werden, und häufig treten Verdickungen des Knorpels an der Ursprungsstelle dieser Muskeln auf (**616**). Wenn eine knorplige, vom Schädel entspringende Bulbusstütze vorhanden ist, ist oft auch der Scleralknorpel knopfförmig (*Torpedo*, **617**) verdickt, oder er schwillt allmählich an (*Squatina*), oder die Gefäßschicht verstärkt sich zu einer polsterförmigen **Suprachorioidea** (*Acanthias*, **615**). Dabei bildet die Stütze häufig eine Art Gelenkpfanne für den Scleralknopf. Bei *Laemargus carcharias* ragen Fortsätze des Knorpels in die sehr dicke Suprachorioidea und verdrängen deren Bindegewebe fast ganz. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß mechanische Momente (Zug und Druck) die verschiedene Stärke des Knorpels beeinflussen. Wenn die Suprachorioidea fehlt, so fehlt auch die Bulbusstütze (*Spinax*, **618**; *Scyllium, Mustelus*) oder sie ist rudi-

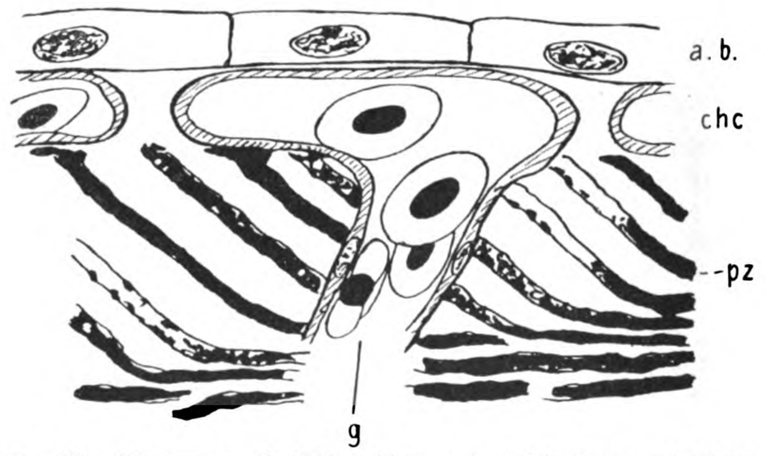


Fig. 621. Die inneren Chorioideaschichten eines Selachiers nach FRANZ. *a.b* Außenblatt der Netzhaut, *chc* Choriocapillaris, *pz* Pigmentzellen im Tapetum lucidum. Die zwischen ihnen liegenden Kristalle sind durch Konservierung zerstört. *g* Blutgefäß.

mentär (*Lamna, Laemargus, Selache* **616**). Diese Stütze ist ein Fortsatz des Craniums, welcher sich besonders bei den dorsoventral abgeplatteten Formen (*Squatina*, Rochen) entwickelte, um dem nach außen verlagerten Auge ein festes Widerlager für den Zug der Augenmuskeln zu geben. Man wird die Stützen nicht als primäre Einrichtung, sondern als eine sekundäre Anpassung anzusehen haben. Daher halte ich auch die Ansicht für nicht berechtigt, daß der Scleralknorpel als ein Teil des Primordialcraniums entstanden ist. Die **Chorioidea** besteht von innen nach außen aus 1) einem einschichtigen zelligen Endothelhäutchen, welches bei *Chimaera* und *Torpedo* durch eine Lage zarter Gefäße (Choriocapillaris, **621**) ersetzt wird; 2) aus dem Tapetum lucidum, einer grünlich glänzenden Schicht von dachziegelförmig (**621**) sich deckenden Pigmentstreifen und dazwischen gelagerten hellen Zellen mit irisierenden Kristallen, welche das Licht reflektieren; so

erklärt sich die Erscheinung, daß die Augen der Haie, ähnlich wie diejenigen der Hunde und Katzen, im Dämmerlicht mit grünlichem Glanze leuchten. Die schrägen Pigmentstreifen entspringen aus einer Schicht von horizontalen Pigmentzellen, welche überleiten zu 3) der Vasculosa, welche viele Arterien und noch mehr Venen und zwischen ihnen viel Pigment aufweist. Auf sie kann 4) bei den Arten mit Bulbusstütze die schon erwähnte fasrige Suprachorioidea folgen.

Die **Retina** geht vorn mit einer geraden Linie (Linea terminalis) in die Pars caeca über. Das Deckepithel ist sehr niedrig, einschichtig und unpigmentiert, bildet aber helle Fortsätze, so daß also die Stäbchen und Zapfen nicht von Pigmentfortsätzen umfaßt werden. Es erklärt sich dies daraus, daß dieses Epithel mit nadelförmigen oder platten Kristallen durchsetzt ist und ein Tapetum lucidum bildet. *Raja* besitzt in der dorsalen und ventralen Region des Auges etwas Pigment, während um den Opticus herum ein Tapetum vorhanden ist. Bei den mehr in der Tiefe lebenden Gattungen *Chimaera* und *Spinax*

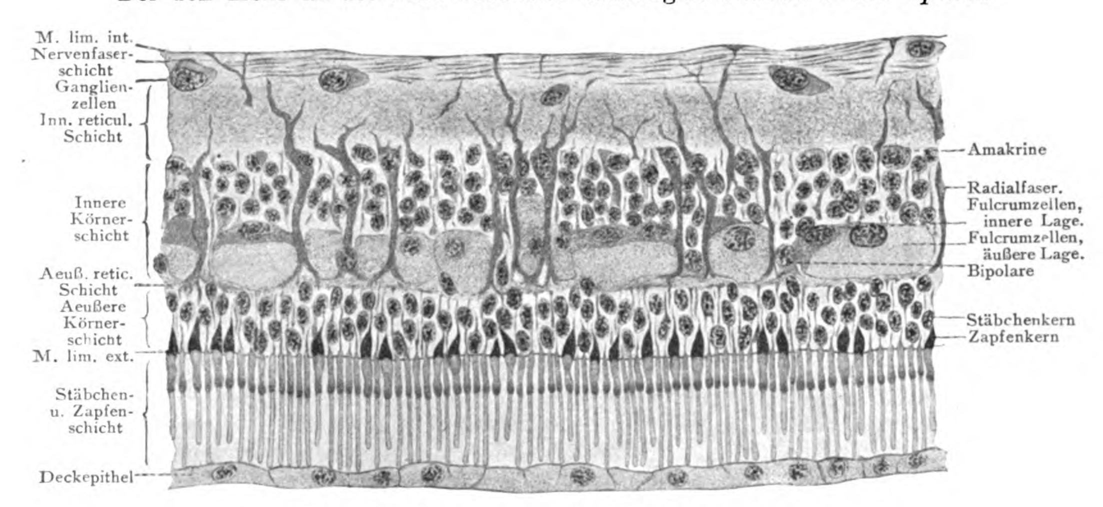


Fig. 622. Retina von *Mustelus* nach SCHAPER.

sollen auch die Zellfortsätze fehlen. Ganz vorn im Ciliarkörper und in der Iris besitzt das Außenblatt Pigment. In dem inneren Blatt ist die mittlere horizontale Region reicher an Stäbchen, Zapfen und Ganglienzellen, als die dorsalen und ventralen Partien und stellt daher einen Streifen deutlichsten Sehens dar. Von den histologischen Einzelheiten möge Fig. **622** eine Vorstellung geben. Die Zapfen sind von den Stäbchen oft nur schwer zu unterscheiden, aber ihre Kerne liegen dicht unter der Limitans. Die äußere reticuläre Schicht ist sehr schmal. Nach innen folgen zwei Lagen von sehr großen „Zellen“, die bald als Stützelemente („Fulcrumzellen“), bald als Ganglienzellen (Amakrinen) gedeutet werden. Sie sind für die Selachiernetzhaut besonders charakteristisch. Nach FRANZ fallen in der Zone des deutlichsten Sehens auf 1 qmm an Stäbchen und Zapfen bei *Raja* 10 800, *Acanthias* 30 000, *Mustelus* 70 000, *Chimaera* 100 000, *Spinax* 132 000. Die Tiefseeformen besitzen also viel mehr solche Elemente als die Oberflächenformen, so daß in der Vermehrung derselben ein Mittel zur Verstärkung des Lichtsinns gegeben ist. Trotzdem zeigen Haie

im Aquarium ein sehr geringes Sehvermögen. Es sind die 6 gewöhnlichen Augenmuskeln vorhanden. Die 4 Recti entspringen dicht nebeneinander hinter dem Opticuseintritt von der Orbita, die beiden schiefen Muskeln vor diesem. Nur bei *Chimaera* ist der Rectus internus etwas nach vorn gerückt. Alle diese Muskeln inserieren ungefähr am Aequator.

Zusammenfassung. Das Selachierauge ist ein echtes Fischauge mit oberem und unterem Augenlid, zuweilen auch mit Nickhaut, ziemlich gewölbter großer Cornea, epithelialer Irismuskulatur, mit großer kugeliger, bis an die Cornea reichender Linse, mit faltigem Corpus ciliare, das zur Befestigung der Linse eine gelatinöse Zonula ausscheidet, die sich dorsal zu einem Aufhängeband verdickt, mit knorpliger Sclera, einem Deckepithel, das nur wenig Pigment, aber dafür lichtreflektierende Kristalle (Tapetum lucidum) enthält, und einer Retina, deren Zapfen oft nur schwer von den Stäbchen zu unterscheiden sind und die sich beide besonders zahlreich in einem Horizontalstreifen deutlichsten Sehens finden. Eine bindegewebige Papille in der fötalen Augenspalte, von der ein zarter Muskel zur Linse zieht, kann als ein Vorläufer eines Processus falciformis angesehen werden, dient aber anscheinend nicht zur Akkommodation. Ciliarmuskeln und Glaskörpergefäße fehlen.

3. Teleosteer.

Kurze Schilderung. Für das Auge der Knochenfische sind im allgemeinen die folgenden Verhältnisse charakteristisch (**623**). Die Größe des Auges schwankt innerhalb weiter Grenzen: sehr große Augen finden sich namentlich bei pelagisch lebenden Raubfischen, aber auch bei manchen Tiefseebewohnern, während Bodenfische und Schlammbewohner (viele Welse. *Anguilla, Gymnotus*) häufig sehr kleine Augen besitzen. Sie leiten über zu den rückgebildeten Augen vieler Dunkelformen. Die Gestalt des Auges ist kugelig mit abgeflachter Vorderfläche und geringerem Durchmesser in der Sehachse als in der vertikalen und horizontalen. Eigentliche Lider fehlen, doch wird das Auge meist von einer ringförmigen Hautfalte umgeben. Die Cornea ist mäßig gewölbt und durchsichtig. Die Iris stimmt häufig im Silberglanz oder sonstwie mit der Körperfärbung überein oder ist auffallend gefärbt. Die große kugelige Linse tritt durch die weite, wenig kontraktile Pupille hindurch bis an die Innenfläche der Hornhaut. Sie liegt mit ihrer hinteren Hälfte in einer Vertiefung des Glaskörpers und wird in ihrer Lage gehalten durch ein dorsales Aufhängeband, welches sich ungefähr im Aequator der Linse anheftet. Ihm gegenüber inseriert ventral die Sehne eines zur Akkommodation dienenden Linsenmuskels (Campanula Halleri), welcher dicht hinter der ventralen Iris liegt und von einer bindegewebigen, Nerven und Blutgefäße führenden Leiste (Processus falciformis) gestützt wird; diese Leiste dringt durch die persistierende ventrale Augenspalte ein wenig in die hintere Augenkammer ein und läßt sich von der Wurzel der Iris häufig bis zur Opticuspapille verfolgen. Durch den Zug des Muskels wird die Linse nach hinten und temporalwärts verschoben und dadurch für die Ferne eingestellt, während sie in der Ruhe zum Sehen in der Nähe dient. Ein Corpus ciliare fehlt. Die Retina enthält Stäbchen und Zapfen. Die Chorioidea wird nach außen von einer Argentea begrenzt, auf welche nach innen ein System von Wunder-



netzen, der Chorioidealkörper folgt. Die dünne Sclera wird durch knorplige oder knöcherne Einlagerungen verstärkt. In den Glaskörper dringen zahlreiche Blutgefäße. Die embryonale Augenspalte schließt sich bei einigen Arten mehr oder weniger, was eine entsprechende Verkürzung des Processus zur Folge hat.

Ausführliche Schilderung. Indem ich die Schilderung einiger besonders abweichender Augen auf den Schluß dieses Abschnitts verschiebe, seien dieser kurzen Charakteristik noch folgende Einzelheiten hinzugefügt.

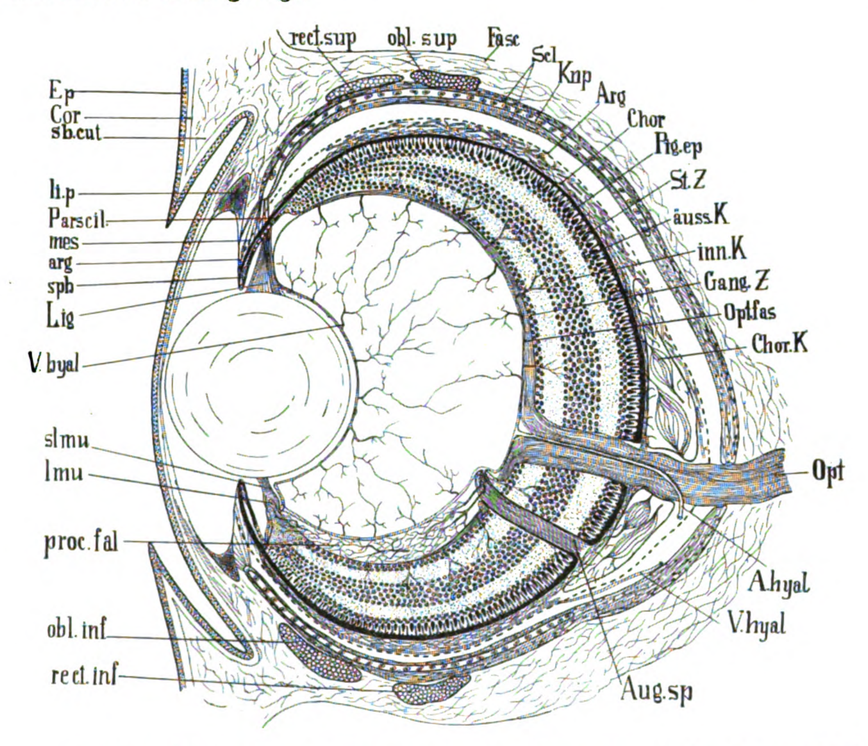


Fig. 623. Schema eines Teleosteerauges, Vertikalschnitt, mit den Dickenverhältnissen eines Jungfisches. *A.hyal* Arteria hyaloidea, *Arg* Argentea, *Aug.sp* fötale Augenspalte, *äuss.K* äußere Körnerschicht, *Cor* Corium, *Chor* Chorioidea, *Chor.K* Chorioidealkörper, *Ep* Epidermis, *Fasc* Fascie, welche das retrobulbäre Gewebe umschließt, *Gang.Z* Ganglienzellen, *inn.K* innere Körnerschicht, *Knp* Knorpel der Sclera, *Lig* Ligamentum suspensorium, *li.p* Ligamentum pectinatum, *lmn* Linsenmuskel, *mes* mesodermaler Teil der Iris, *obl.inf*, *sup* Musculus obliquus inferior und superior, *Opt* Opticus, *Opt.fas* Opticusfasern, *Pars cil* Pars ciliaris retinae, *Pig.ep* Pigmentepithel der Retina, *proc.fal* Processus falciformis, *rect.inf*, *sup* Rectus inferior, superior, *Scl* Sclera, *slmu* Sehne des Linsenmuskels, *sbcut* subcutanes Bindegewebe, *St.Z* Stäbchen und Zapfen, *sph* Sphincter der Iris, *V.hyal* Vena hyaloidea. Orig.

Gestalt. Infolge der flachen oder wenig gewölbten Cornea ist das vordere Augensegment viel kleiner als das hintere. Der Horizontaldurchmesser ist etwas größer oder auch gleich dem vertikalen, während die Sehachse etwas kürzer ist als diese beiden. Der Durchmesser der Linse ist häufig noch etwas geringer als die Hälfte des vertikalen Bulbusdurchmessers. Nach Ziegenhagen betragen die Werte für diese vier Durchmesser in mm: Hering 11,5 : 11,5 : 7 : 6; *Alausa vul-*

garis 13 : 13 : 9 : ?; *Orthagoriscus mola* 37 : 37 : ? : 9; *Rhombus maximus* 10 : 8 : 7,5 : ?; *Serranus scriba* 19 : 17,5 : 14 : 7,5; *Lophius piscatorius* 27 : 24 : 18 : 11,5. Um das Auge herum bildet die Haut häufig als erste Vorstufe von Lidern eine schmale Ringfalte, welche in eine ziemlich tiefe Lidtasche führt, wodurch die Beweglichkeit des Auges

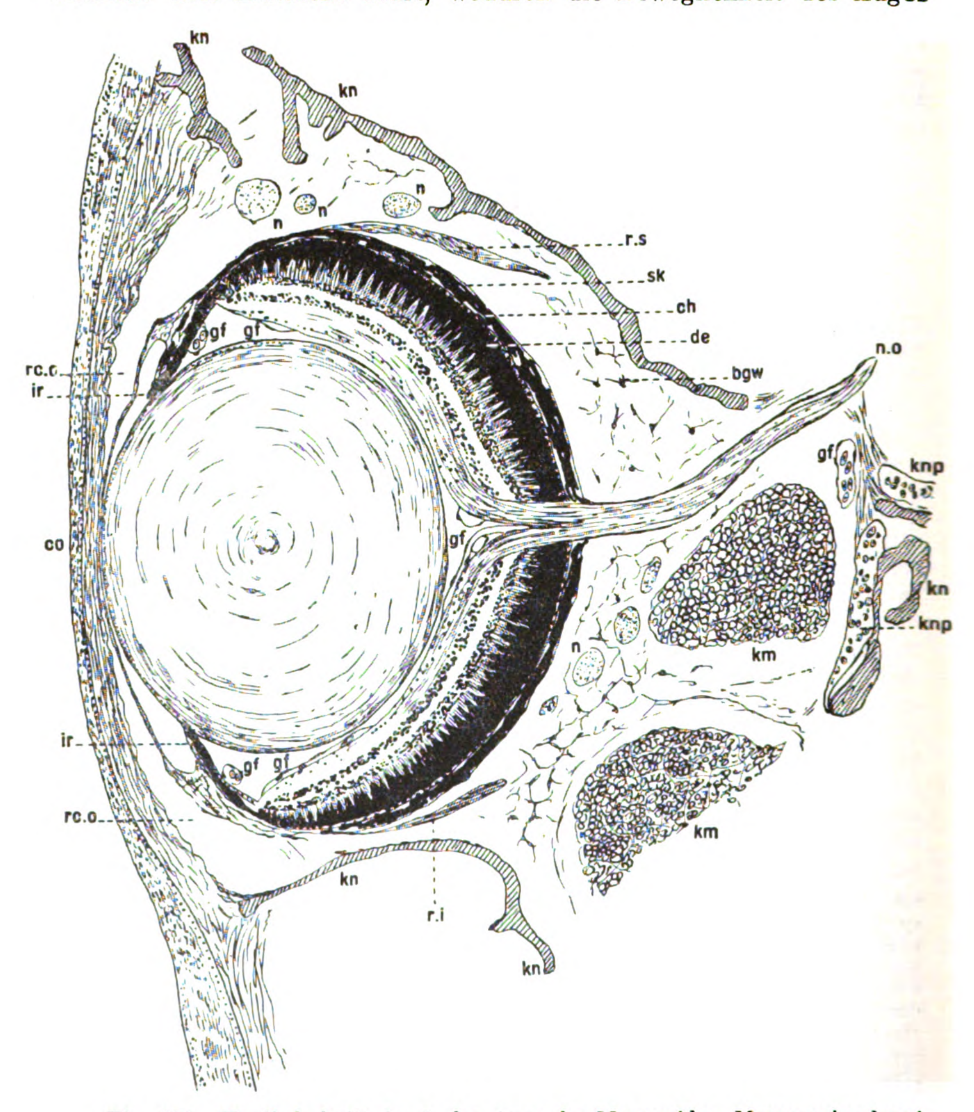


Fig. 624. Vertikalschnitt durch das Auge des Mormyriden *Marcusenius longianalis* nach Franz. *bgw* Bindegewebe, *ch* Chorioidea, *co* Cornea, *de* Deckepithel, *gf* Gefäß, *ir* Iris, *km* Kaumuskeln, *kn* Knochen, *knp* Knorpel, *n* Nerv, *n.o* Opticus, *rc.o* Recessus orbitae, *r.i* Rectus inferior, *r.s* Rectus superior.

erhöht wird. *Orthagoriscus* besitzt einen den oberen Teil des Auges bedeckenden Hautlappen. Hinter dem Auge der Knochenfische liegt ein Polster von gallertigem oder fettigem Bindegewebe, und dieses

retrobulbäre Stützgewebe wird umschlossen von einer fibrösen Fascie, welche vorn in das subcutane Bindegewebe übergeht (**623** *Fasc*).

Die **Cornea** ist bei sehr vielen Knochenfischen mäßig gewölbt, so daß sie bei oberflächlicher Betrachtung als fast eben erscheint. Für die Lichtbrechung kommt sie kaum in Betracht, denn die Flüssigkeit der vorderen Augenkammer bricht das Licht ungefähr ebenso wie das Wasser. Eine stark vorspringende Cornea wäre also nur Verletzungen ausgesetzt. Bei Pleuronectiden hingegen ist sie stark, fast halbkuglig gewölbt und ähnlich auch bei *Uranoscopus, Zeus, Blennius,* um die Periskopie der Linse (s. S. 645) zu erhöhen. Sie ist am Rande viel dicker als in der Mitte, wo sie sich auf $^1/_4$ oder $^1/_5$ verdünnt. Hier liegt der äußere Linsenpol so dicht ihr an, daß man die Linse durch einen Druck auf die Hornhaut leicht verschieben kann. Die Hornhaut setzt sich wie die Haut aus drei Schichten zusammen, aus geschichteter Epidermis, Corium und subkutanem Bindegewebe. Die faserigen Elemente der zwei letzten Schichten bedingen das oft beobachtete Irisieren der Cornea, in welcher höchstens am Rande gelbe Pigmentzellen vorkommen. Nach innen schließt sie ab mit einer strukturlosen Membrana Descemetii, einer Abscheidung des ihr nach innen anliegenden Endothels. Zuweilen weichen die mittlere und die innere Schicht am Rande der Hornhaut auseinander, so daß hier ein von Lymphe erfüllter Spaltraum (**624** *rc.o*) vorhanden ist, wenn hier nicht eine verklebte Brille vorliegt (s. S. 649). Mit der Iris hängt die Hornhaut durch das sog. Ligamentum pectinatum (annulare) (**623** *li.p*) zusammen, einem Streifen von Bindegewebsfasern, welcher von vielen Hohlräumen durchsetzt wird und sich oft weit auf die Vorderfläche der Iris fortsetzt. Die **Pupille** erscheint bei den meisten Fischen schwarz, bei *Scorpaena scrofa* ähnlich wie bei Albinos rot, bei *Lophius* blau, bei *Serranus* und *Trachinus* grün, was wohl mit den Pigmenten der Retina und der reflektierenden Wirkung der Argentea zusammenhängt. Ihre Form ist meist rund, häufig auch querelliptisch oder queroval (*Crenilabrus*); bei *Serranus cabrilla* eiförmig, mit dem spitzen Pol an der nasalen Seite, wo ein linsenfreier Raum gebildet wird. *Uranoscopus* besitzt eine ovale Pupille mit der besonderen Eigentümlichkeit eines gelappten Fortsatzes des dorsalen Irisrandes, welcher in die Pupille hineinhängt. Da ein ähnlicher Vorhang auch bei *Rhombus* und den Rochen beobachtet wird, haben wir es hier mit einer Anpassung an die durch das Leben im Sande bedingte horizontale Blickrichtung zu tun: das von oben einfallende Licht wird abgeblendet, damit das von den Bodenobjekten herkommende um so schärfer wirkt. Beim Hering und anderen Fischen bildet die Pupille ventral eine kleine Einkerbung (Rest der Augenspalte?). Die Kontraktilität der Pupille ist trotz eines Sphincters bei den Knochenfischen sehr gering. Eine Ausnahme machen nur einige Sandbewohner (Pleuronectiden, *Lophius, Uranoscopus*), welche zur Abblendung des von oben einfallenden Lichts die Pupille stark verengern können. Dasselbe gilt auch für *Fierasfer.* In diesen Fällen kann die Kontraktilität der Pupille auch einen geringen Einfluß auf die Bewegung der Linse ausüben.

Da die große Linse durch die Pupille hindurchtritt, ist die **Iris** meist klein und allseitig gleich breit, so daß beide Augenkammern vollständig geschieden sind; zuweilen kommt nasal ein Spalt (aphakischer Raum) vor, durch den Licht eindringen kann (*Serranus*

cabrilla). Die Iris stimmt in der Färbung sehr oft mit der Körperfärbung überein, ist also silberglänzend beim Hering und anderen Oberflächenfischen, braun bei Pleuronectiden. Manchmal setzt sich auch ein Querstrich, der durch das Auge geht, auf die Iris fort. Diese besteht wie bei allen Wirbeltieren aus drei Schichten (**623**, **625**): aus zwei hinteren Epithelschichten, welche die Fortsetzung der Retina und des Deckepithels sind und aus einer vorderen bindegewebigen Schicht,

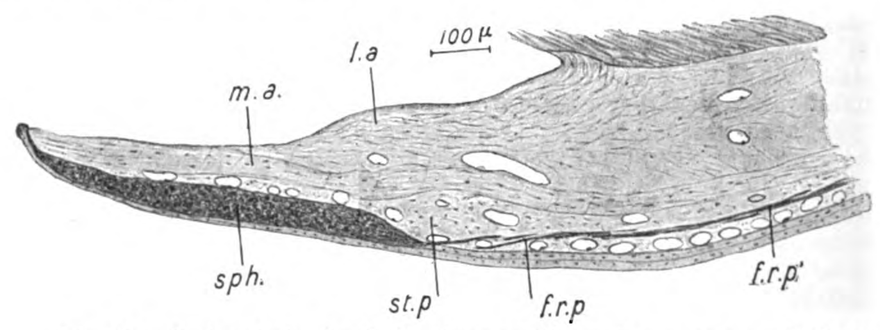


Fig. 625. Radiärschnitt durch die Iris von *Chrysophrys aurata* nach Grynfelt. *f.r.p*, *f.r.p'* Dilatator, *l.a* Ligamentum annulare, *m.a* Membrana argentea, *sph* Sphincter, *st.p* hinteres Stratum des Stroma. Nach einem entpigmentierten Exemplar.

welche das faserige Stroma (**623** *mes*) und damit die Hauptmasse des Organs bildet. Sie hängt mit dem subkutanen und dem chorioidealen Bindegewebe zusammen und ist wie dieses mesodermalen Ursprungs. Das **Ligamentum pectinatum** (*li.p*) im Winkel der vorderen Augenkammer, welches Iris und Hornhaut verbindet, ist ein besonderer Teil dieser mesodermalen Region. Im Stroma liegt meist eine Argenteaschicht als Fortsetzung der gleichnamigen Bildung der Chorioidea mit Zellen, welche nadelförmige Kristalle enthalten und durch Lichtreflexion den metallischen Glanz des Fischauges hervorrufen. Außerdem befinden sich im Stroma Pigmentzellen, Blutgefäße und Nerven, während ein Endothelhäutchen es gegen die vordere Augenkammer begrenzt.

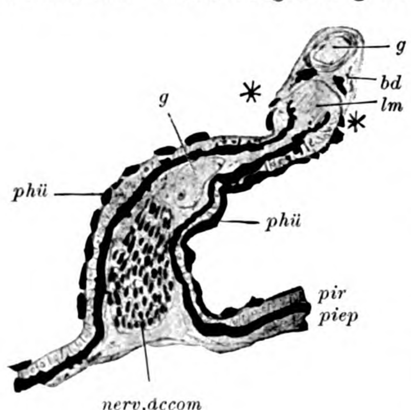


Fig. 626. Schnitt durch den Processus falciformis und das proximale Ende des Linsenmuskels von *Hippoglossus*, nach Franz. *bd* Bindegewebe, *g* Gefäß, *lm* Linsenmuskel, *nerv.accom* Akkommodationsnerv, *phü* bindegewebige Pigmenthülle, *pir* inneres Blatt des Retina-Umschlags, *piep* äußeres Blatt (Pigmentepithel).

Die Iris der Wirbeltiere ist dadurch interessant, daß aus dem äußeren Epithelblatt am pupillaren Ende Sphinctermuskeln (*sph*) hervorgehen, welche also ectodermalen Ursprungs sind. Sie behalten entweder ihre ursprüngliche Lage im Niveau des Außenblattes oder sie rücken zum Teil in das Stroma hinein (*Anguilla*). In ähnlicher Weies

gehen wahrscheinlich aus den peripheren Zellen dieser Schicht radiäre glatte Muskelfasern hervor, welche als Dilatatoren zum Erweitern der Pupille dienen. Das Innenblatt der Iris ist stark pigmentiert an dem pupillaren Ende, dagegen an der Basis unpigmentiert. Diese letztere helle Zone entspricht der Pars ciliaris der übrigen Wirbeltiere, entbehrt aber irgendwelcher Differenzierungen. Es fehlt also ein mit Falten bedeckter Ciliarkörper. Das Außenblatt der Iris ist wie mmer stark pigmentiert, ebenso auch der aus ihm hervorgehende Sphincter.

Die **Linse** der Knochenfische ist bei den meisten Arten eine vollkommene Kugel; nur selten (*Trigla, Lophius*) ist die Sehachse etwas kürzer als der vertikale oder horizontale Durchmesser. Die Kugelgestalt ist eine Anpassung an die geringe Lichtmenge, da das Wasser so viele Strahlen absorbiert, daß schon 1 m unter der Oberfläche nur die Hälfte der Helligkeit, welche über dem Wasserspiegel herrscht, vorhanden ist. Damit hängt auch ihre Größe zusammen, die bei Schlammbewohnern (**624**) so bedeutend werden kann, daß sie die hintere Augenkammer fast vollständig erfüllt. Die Linse ist außerordentlich hart, so daß jede Akkommodation durch Veränderung der Linsenform ausgeschlossen ist. Die Zahl der Radiärlamellen ist im Vergleich mit den Selachiern gering (800 bei *Hippoglossus*). Nach MATTHIESSEN ist die Linse vollkommen aplanatisch, d. h. alle Strahlen eines Lichtbündels, auch die Randstrahlen, werden auf demselben Punkt der Netzhaut vereinigt. Daher kann die Iris so schmal sein, daß sie nicht zum Abblenden von Randstrahlen dient, sondern nur alles Licht außerhalb der Linse von der Retina fernhält. Durch ihr Hervortreten aus der Pupille und durch die nach innen zunehmende Brechbarkeit wirkt sie in hohem Maße periskopisch, d. h. nicht nur die zentral einfallenden, sondern auch die von vorn und von hinten, oben und unten kommenden und am Linsenrande einfallenden Strahlen werden so gebrochen, daß sie auf der Retina zur Vereinigung gelangen. Das Blickfeld der Forelle, d. h. der Sehwinkel einschließlich des durch die Augenbewegung bedingten Sehfeldes, umfaßt in der Horizontale 160—170°, in der Vertikalen ungefähr 150°, also den größten Teil der Umgebung. Die Fischlinse bricht infolge ihrer Härte und ihrer Kugelgestalt das Licht stärker als die weichere und flachere Linse der Landtiere (Brechungsindex beim Fisch 1,65; beim Menschen 1,43). Das Fischauge ist in der Ruhe leicht kurzsichtig und beachtet nur nahe Gegenstände, weil selbst klares Wasser in dicker Schicht undurchsichtig ist. Aus dieser Myopie erklärt sich die große Bedeutung der Riech- und der Seitenorgane zur Orientierung über Fernreize. Die Linse wird nach außen von einer derben Membran, der Linsenkapsel, begrenzt, welche als Basalmembran der äußeren Linsenzellen aufzufassen ist.

Das dorsale **Aufhängeband** der Linse, Ligamentum suspensorium lentis (**623** *Lig*), wird wegen seiner häufig viereckig-platten Gestalt auch Membrana quadrangularis genannt. Es entspricht der Zonula Zinnii der höheren Wirbeltiere und stellt sich dar als ein glashelles, sehr elastisches Band, bei verschiedenen Arten von verschiedener Breite, welches meist etwas vor dem Aequator an der Linsenkapsel sich anheftet und bei *Gobio, Esox*, *Lota* mehr als zur Hälfte seiner Länge mit der Iris verwachsen ist. Es wirkt als Antagonist des ventralen Befestigungsapparates. An diesem kann man drei Teile unterscheiden: 1) eine bindegewebige, gefäßreiche, pigmenthaltige



Platte, der **Processus falciformis** (*proc. fal*), welcher durch die fötale Augenspalte etwas hindurchtritt und auf beiden Seiten von den beiden Blättern des Augenbechers mehr oder weniger bedeckt wird. Er verläuft von der Opticuspapille auf der temporalen Seite bis zur Hinterfläche der Iris, wo er von den beiden Retinahüllen (**626***) vollständig umschlossen wird, die nun ihrerseits 2) den ectodermalen **Linsenmuskel**, Retractor lentis (*lmu*), aus sich hervorgehen lassen, welcher 3) mit einer dreieckigen platten Sehne (Membrana triangularis oder Ligamentum musculocapsulare (*slmu*) sich an die Linsenkapsel anheftet. Wenn der Muskel sich kontrahiert, wird die Linse nach hinten und temporalwärts gezogen, was eine Fernakkommodation zur Folge hat. Der weiche Glaskörper leistet der Linse keinen Widerstand und die Rückkehr in die ursprüngliche Stellung wird durch die Elastizität des Aufhängebandes bewirkt. Bei manchen Arten greift die Sehne auf den nasalen Quadranten der Linse über, so daß sie sich bei der Bewegung etwas um die Sehachse dreht. Der Linsenmuskel hat eine platte, dreieckige, beil- oder trapezförmige Gestalt und steht parallel zur hinteren Irisfläche, mit der er verwachsen oder durch Bandmasse (Pleuronectiden **627**) vereinigt sein kann. Bei einigen Arten erinnert er an eine allerdings nicht hohle Kuhglocke, weshalb er nach seinem ersten Entdecker die Bezeichnung Campanula Halleri führt. Der Processus ragt häufig gar nicht oder kaum aus der Augenspalte hervor und hebt sich dann nur als eine dunkle Linie ab. Eine Sichelform besitzt er bei Hering, Hecht und Salmoniden, indem er gegen den Muskel zu allmählich höher wird. Der Muskel ist sehr klein bei Aalen und Welsen, rudimentär ohne Nerv und ohne Gefäße bei Gadiden und fehlt bei *Conger*. Der Processus ist zuweilen (*Syngnathus, Anguilla, Amiurus,* Cypriniden) gar nicht oder nur in der Nähe der Iris auf eine kurze Strecke vorhanden, weil die Augenspalte sich sehr früh schließt. Ueberhaupt ist die Verschiedenartigkeit der Teile des Akkommodationsapparates bei den einzelnen Arten sehr groß; nach Deichsel geht z. B. bei *Blennius, Orthagoriscus, Scorpaena, Sebastes* der Linsenmuskel noch in eine zweite Sehne über, welche ringbandartig die Linse umgreift und bis zum Aufhängeband emporsteigt. Für viele Knochenfische ist auch ein zarter ringförmiger Musculus ciliaris nachgewiesen worden, welcher sich zwischen Chorioidea und Cornea ausspannt, aber für die Akkommodation nicht in Betracht kommt. Ueber die Akkommodation des am Strande im Trockenen herumspringenden *Periophthalmus koelreuteri* vgl. weiter unten.

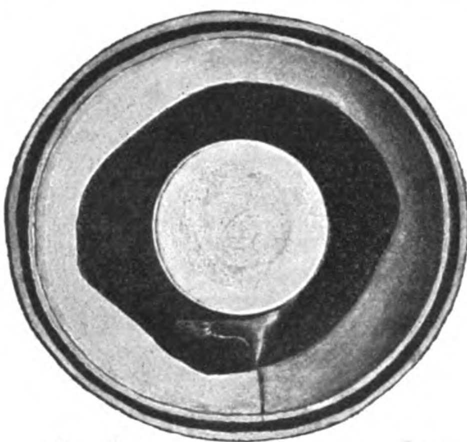


Fig. 627. Blick auf die Linse von *Hippoglossus vulgaris* von der hinteren Augenkammer aus gesehen. Nach Franz. Die Hinterfläche der Iris erscheint schwarz. Der dunkel pigmentierte Linsenmuskel heftet sich links mit Fasern an die Iris an, rechts geht er in die Sehne über, nach hinten und unten schließt sich der Processus an ihn an.

Der **Glaskörper** ist im frischen Zustande zähflüssig, im erhärteten geschichtet, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß die Fasern der Grundsubstanz nach innen zu zarter werden und daher verschieden gerinnen. An seiner Vorderfläche bildet er eine tiefe Grube zur Aufnahme der Linse. Er wird umgeben von einer zarten Grenzschicht (sog. Membrana hyaloidea), welche Gefäße enthält, die bei vielen Arten Zweige an den Glaskörper und an die Retina abgeben. Diese Gefäße nehmen ihren Ursprung bei Cypriniden und anderen Familien aus einer an der Opticuspapille eintretenden Arteria centralis s. hyaloidea (**623** *A hyal*), welche sich nach allen Seiten ausbreitet und deren Blut durch eine neben der vorderen Grenzlinie der Retina dicht hinter der Linse verlaufende Ringvene (*V. hyal*) abfließt und an der tiefsten Stelle der Ciliarregion in die Chorioidea übertritt. Bei andern Fischen kann die Anordnung der Gefäße abweichen. In den oberflächlichen Partien des Glaskörpers kommen Zellen von wechselnder Gestalt (Leukocyten) vor.

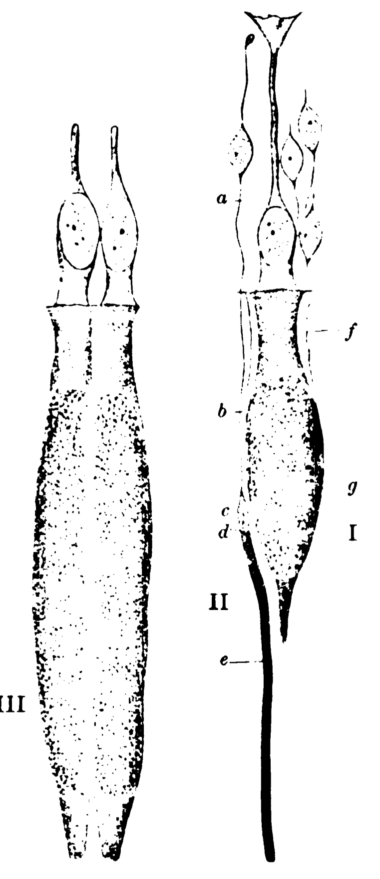


Fig. 628. Stäbchen und Zapfen vom Barsch nach GREEFF. I Zapfen, II Stäbchen, III Zwillingszapfen. *a* Stäbchenfaser mit Stäbchenkern, *b* fadenförmiger Teil des Innengliedes, *c* Ellipsoid, *d* Zwischenscheibe, *e* Außenglied des Stäbchens, *f* Hülle des Zapfens, *g* Ellipsoid des Zapfens.

Die **Retina** nimmt von vorn nach hinten allmählich an Dicke zu. Die breiteste Zone, eine Region des deutlichsten Sehens, liegt bei vielen Arten temporal und etwas dorsal vom Zentrum. Bei *Gasterosteus* bildet diese Region einen mittleren horizontalen Streifen; bei *Pagellus, Pleuronectes, Siphonostomum, Syngnathus, Hippocampus* (hier nur mit Zapfen versehen), einigen Tiefseefischen zeigt sie sich in Form einer Grube (Fovea). Die Stäbchen sind lang und schmal, die Zapfen kürzer und dicker, mehr flaschenförmig (**628**). Erstere laufen proximal in einen Knopf, letztere in eine Verbreiterung aus. Die Stäbchen sind meist zahlreicher vorhanden als die Zapfen. Sehpurpur ist an den Stäbchen nachgewiesen. Bei *Leptocephalus* und Tiefseefischen sind nur die schon für geringe Lichtmengen empfindlichen Stäbchen, bei dem häufig außer Wasser befindlichen *Periophthalmus* viel mehr Zapfen als Stäbchen gefunden worden. In der mittleren Körnerschicht liegen die Bipolaren, und zwar sehr große für die Stäbchen und kleine für die Zapfen; jede von diesen Zellen umspinnt die basalen Verdickungen von mehreren Stäbchen- bzw. Zapfenzellen. Die innere Körnerschicht besteht ferner aus horizontal sich ausbreitenden Ganglienzellen (Amakrinen), neben denen auch zahlreiche Stützzellen vorhanden sind.

Die Opticuspapille ist bei Welsen doppelt, bei *Cobitis* in größerer Zahl (*C. taenia* ca. 13 Paare zu beiden Seiten der Augenspalte) vorhanden. Ich sehe darin eine sekundäre Spaltung, wie sie ähnlich bei *Polypterus*, *Protopterus* und *Bufo* vorkommt.

Das einschichtige **Pigmentepithel der Retina** (Tapetum nigrum **623** *Pig.ep*) bildet Fortsätze, in denen das Pigment sich bewegt und die bis an die Grenze der Innen- und Außenglieder der Zapfen vordringen. Bei Cypriniden und Perciden kommen außer dem braunen Farbstoff noch Guaninkristalle in den Zellen vor, welche bei Licht in die Zellbasen, im Dunkeln in die Fortsätze wandern, während das Pigment sich umgekehrt verhält. Diese Familien besitzen also ein Tapetum lucidum retinale. Bei der Mormyride *Marcusenius* springt das Pigmentepithel in Form von Kegeln gegen die Retina vor (**624** *de*), und zwischen zwei Spitzen liegt immer ein Bündel von Stäbchen und einige Zapfen.

Die **Chorioidea** besteht von innen nach außen aus folgenden Schichten: 1) einer strukturlosen Glashaut mit einer außen anliegenden Lage von Kernen; 2) einem weitmaschigen kapillaren Gefäßnetz (Choriocapillaris); 3) einer von vielen Pigmentzellen durchsetzten Schicht großer Gefäße (**623** *Chor*); 4) dem Chorioidealkörper; 5) der Argentea. Der Chorioidealkörper (*Chor. K*), welcher fälschlich früher als eine Drüse gedeutet wurde, ist ein bandförmig um den Opticus herum sich ausbreitendes System von Wundernetzen, welches das Blut aus der Arteria ophthalmica magna empfängt, nachdem dieses zuvor die Nebenkieme (Spritzlochkieme) durchlaufen hat. Diese nur bei einigen Knochenfischen und *Amia* vorkommende Bildung ist bei verschiedenen Arten ungleich entwickelt und zeigt daher in der Form alle Uebergänge von einem fast geschlossenen Ring (Lachs) zu einem Hufeisen mit eng (*Lophius*) oder weit (*Serranus*) geöffneten Schenkeln und schließlich zu einem hakenförmigen Band (*Alausa, Auxis*). Bei *Zeus faber* zerfällt das Organ in mehrere Stücke und fehlt bei *Anguilla*. Ueber die Bedeutung dieses bei manchen Arten recht ansehnlichen Organs ist nichts bekannt. Wahrscheinlich handelt es sich um ein der Ernährung des Auges dienendes Blutreservoir. Bei *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinka* liegt zwischen den Schenkeln des Chorioidealkörpers noch ein „linsenförmiger Gefäßkörper" (Corpus lentiforme) mit einem in die Arteria hyaloidea eingeschalteten Wundernetz. Aus dem Chorioidealkörper fließt das Blut in die Chorioidea und kehrt zum Teil, nachdem es venös geworden ist, wieder in jenen Körper zurück. Die Beziehung zur Spritzlochkieme erklärt sich wohl in der folgenden Weise: Die Prächranioten lebten pelagisch (vgl. den Stammbaum I, S. 488) von Plankton und hatten zahlreiche Kiemenspalten zur kräftigen Durchseihung des Wassers, wie noch jetzt die Tunicaten und der *Amphioxus*. Mit dem Auftreten der Zähne und dem Uebergang zu gekauter Nahrung bildeten sich die vordersten und die hintersten Kiemenspalten zurück. Dieser Vorgang läßt sich jetzt noch an dem Spritzloch erkennen, dessen Umwandlung in den Gehörgang wir S. 181 ff. verfolgt haben. Bei den Teleosteern tritt er nur noch vorübergehend als entodermale Anlage auf, die Gefäße der zugehörigen Kieme erhalten sich aber bei vielen Arten als ein wundernetzartiger Körper (Nebenkieme) an der Innenseite des Hyomandibulare oder an der Schädelbasis. Das Blut dieses rudimentären Organs wird nun wieder nutzbar gemacht, indem es dem nahgelegenen Auge zugeführt wird. Die Ge-



fäße bilden abermals, wie in der Nebenkieme, ein Wundernetz, das in den Blutkreislauf der Chorioidea eingeschaltet ist. Wir haben hier also wieder ein Beispiel des öfters erwähnten Ausnutzungsprinzips. Ich glaube, diese Erklärung des Zusammenhanges des Chorioidealkörpers mit der Nebenkieme ist einfacher als diejenige GEGENBAURS, der diesen Körper als Rest einer vor der Spritzlochkieme gelegenen Kieme ansieht. Hierzu könnte ich mich erst entschließen, wenn ein zugehöriger Kanal ontogenetisch nachgewiesen ist.

Die Argentea besteht aus platten Zellen, die dicht gefüllt sind mit Guaninflittern, welche das Licht reflektieren und dadurch von der Retina abhalten. Sie geht nach vorn in die Argentea der Iris direkt über. Bei *Leptocephalus lacrymatus* ist die Argentea außerordentlich dick und hat, wie auch bei manchen Tiefseefischen, eine faserige Zusammensetzung.

Die **Sclera** der Knochenfische ist eine meist ziemlich dünne bindegewebige Schicht, welche bei vielen Arten eine Knorpellamelle umschließt, die zuweilen verkalkt oder der an der Nasal- und an der Temporalseite eine Knochenplatte vorgelagert ist. Bei *Thynnus* und *Xiphias* bildet sie eine Art Knochenkapsel. Rein bindegewebig ist die Sclera bei Welsen, Symbranchiern, *Blennius*, *Gymnotus*.

Die durch die 6 Augenmuskeln hervorgerufenen Augenbewegungen verlaufen auf beiden Sehorganen gleichsinnig und gleichzeitig; nur bei den Pleuronectiden und gewissen Grundfischen (*Trachinus*, *Callyonimus*) bewegen sie sich unabhängig voneinander, was auch für Syngnathiden und Labriden angegeben wird. Freischwimmende Raubfische (Hecht, Forelle) bewegen ruckartig beide Augen in der Horizontalebene nach einem Objekt, drehen sofort den Körper herum, und schnappen, gerade nach vorn schwimmend, zu, sobald er in deutliche Sehweite gekommen ist. Manche Litoralfische bewegen beide Augen nicht nur in der Horizontalen, sondern auch nach oben und unten. Infolge der Augenbewegungen haben die meisten Fische ein vorderes binoculares Sehfeld von 10—30°, das für das Abschätzen der Entfernungen von Bedeutung ist. Einäugige Fische schnappen nicht so sicher zu. *Trachinus* hat auch ein oberes binoculares Sehfeld von 10—15°. Die stark vorspringenden, sehr beweglichen Augen der Plattfische haben nicht nur ein vorderes und ein oberes gemeinsames Sehfeld von je ca. 50°, sondern auch ein hinteres von ca. 10°. Bewegt sich bei ihnen ein Gegenstand von vorn nach hinten am rechten Auge vorbei, so folgen ihm zunächst beide Augen mit kurzen, ruckweisen Bewegungen; hat er die Frontalebene passiert, so daß das rechte nach hinten sieht, so dreht sich das linke plötzlich um mehr als 180° nach links, so daß ein Fixieren beider Augen nach hinten eintritt, wobei sie nach der Mitte zu gegeneinander gedreht werden.

Besondere Anpassungen der Augen an eigenartige Lebensverhältnisse kommen bei einer Anzahl von Knochenfischen vor, von denen die folgenden erwähnt sein mögen:

1) Gewisse **Grundfische**, die zwar im einzelnen sehr verschieden leben, aber doch darin übereinstimmen, daß sie vielfach dem Boden direkt aufliegen, haben die Cornea wie bei den Schlangen in zwei Blätter gespalten, in eine äußere „Brille“, welche aus der Pars conjunctivalis (Epidermis und Corium) besteht, und in eine innere eigentliche Hornhaut, welche aus dem subkutanen Bindegewebe hervorgeht und daher eines besonderen Epithels entbehrt (**629**). Zwischen beiden



Blättern breitet sich ein großer Spaltraum aus, der mit Flüssigkeit gefüllt ist und einerseits eine Bewegung des Auges gestattet, ohne daß die äußere Hornhaut sich mitbewegt, und andererseits während des Aufenthalts außerhalb des Wassers ein Eintrocknen verhindert und gleichzeitig das Auge vor mechanischen Verletzungen schützt. Daher treffen wir diese „Schutzbrille“ bei Bodenfischen und solchen Arten an, die sich als Brandungsformen verübergehend außerhalb des Wassers befinden oder dieses sogar für längere Zeit verlassen. Es gehören hierher einige Arten (*Cottus gobio, Cobitis*), welche am Grunde leben; ferner *Anguilla canariensis*, welcher vermutlich wie andere Aale über Land wandert; dann die in der Brandungszone lebende Gobiesocide *Lepadogaster* (**629**); weiter die bei Ebbe über dem Schlamm umherhüpfenden *Periophthalmus* und *Boleophthalmus*, und endlich auch der

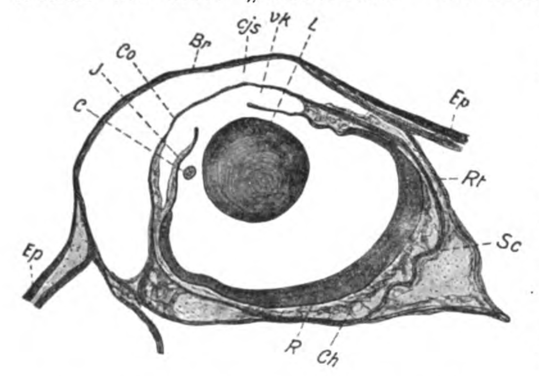


Fig. **629.** Schnitt durch das Auge von *Lepadogaster* nach HARMS. *Br* Brille (äußere Schicht der Hornhaut), *C* Campanula, *cjs* Conjunctivalsack, *Ch* Chorioidea, *Co* Cornea (abgespaltene innere Schicht der Hornhaut), *Ep* Epidermis, *I* Iris, *L* Linse, *R* Retina, *Rt* welliges Bindegewebe, welches fälschlich als Retractor gedeutet wurde, *Sc* Sclera.

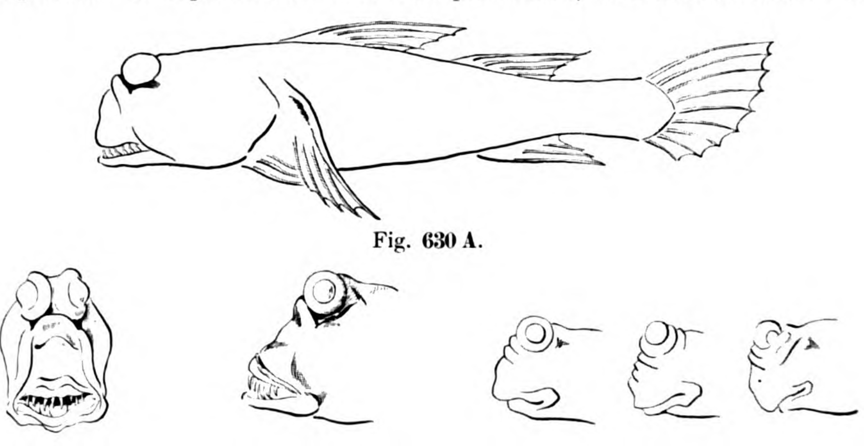


Fig. **630 A.**

Fig. **630 B.** Fig. **630 C.**

Fig. **630.** Verschiedene Stellung der Augen bei *Periophthalmus koelreuteri*. Nach BAUMEISTER.

Lungenfisch *Protopterus annectens*. Das Auge der Mormyriden gehört wohl auch hierher, und in **624** erscheinen beide Schichten nur durch die Konservierung verklebt. Diese Anpassung ist vermutlich noch weiter verbreitet.

2) Bei den eben erwähnten, zu den Gobiiden gehörigen Gattungen ***Periophthalmus*** und ***Boleophthalmus***, den an tropischen Küsten Indiens, Afrikas und Australiens weit verbreiteten „Schlammspringern“,

treten die Augen sockelartig über den Kopf hervor und sind außerordentlich beweglich, und zwar unabhängig voneinander (**630**). Sie können etwas zurückgezogen und wieder vorgestülpt werden, was auch an andern Grundfischen (*Lophius, Uranoscopus,* Pleuronectiden) beobachtet wird. Sie besitzen unter dem Auge Epidermisfalten, welche ausgedehnt werden bei der Hervorstülpung. Die Stellung und Beweglichkeit der Augen muß das binoculare Gesichtsfeld vergrößern und dadurch das Abschätzen von Entfernungen vervollkommnen. Ich sah in Galle (Ceylon) *Boleophthalmus* von Felsen zu Felsen über tiefe Spalten springen, und es ist bekannt, daß sie nach Insekten und auf Mangrovewurzeln hinauf springen. v. Hess glaubt, skiaskopisch festgestellt zu haben, daß *Periophthalmus* auf dem Lande emmetropisch oder leicht hypermetropisch ist, aber für die Nähe akkommodieren kann. Er soll sich also außer Wasser schon wie ein Landwirbeltier verhalten, und der Linsenmuskel soll bei der Kontraktion die Linse nach vorn ziehen. Der anatomische Befund spricht nicht für die Richtigkeit dieser Auffassung, denn der Linsenmuskel verläuft nach Carstens in der Frontalebene nasotemporal und etwas dorsoventral. Seine Kontraktion kann also nur die Linse aus der Mediane temporalwärts verschieben und der Retina nähern, also für die Ferne einstellen. Nach meiner Meinung unterscheidet sich das *Periophthalmus*-Auge hinsichtlich der Akkommodationsweise noch nicht von den Wasser(fisch)augen, womit übereinstimmt, daß das Tier die meiste Zeit sich im Wasser aufhält. Daß der Muskel außer Wasser dauernd kontrahiert ist, wie Carstens annimmt, ist ausgeschlossen, denn die Schlammspringer halten sich stundenlang außer Wasser auf. Es genügt die Annahme, daß das Auge unter Wasser emmetropisch oder leicht hypermetropisch ist, weil vermutlich die frische Linse nicht so hart ist wie eine gewöhnliche Fischlinse. An der Luft wird das Auge dann leicht myop, was mit Rücksicht auf die kurzen Sprünge genügt, denn beim Uebergange aus der Luft kommt die Lichtbrechung der Cornea zu derjenigen der Linse hinzu. Zum Schutz vor Feinden wird das Auge vorübergehend fernsichtig gemacht. Als Landanpassung des Auges ist das Ueberwiegen der Zapfen über die Stäbchen und das sehr reichliche Pigment im Deckepithel der Retina anzusehen, wodurch bei grellem Licht die sensiblen Elemente geschützt werden; besonders kommt sie aber in der Lage, in der Beweglichkeit und in der Schutzbrille zum Ausdruck.

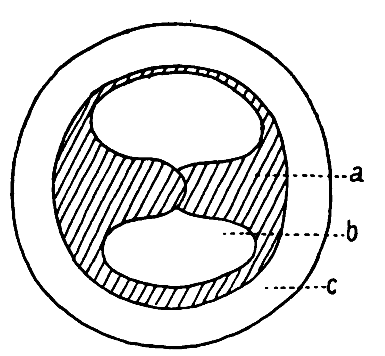


Fig. 631. Iris und Pupille von *Anableps tetrophthalmus*, nach Schneider-v. Orelli. *a* Iris, *b* untere Pupille, *c* Cornea.

3) Bei dem an den Küsten von Guiana lebenden Cyprinodonten ***Anableps*** *tetrophthalmus* springt das Auge, wie bei *Periophthalmus*, stark vor und zerfällt durch einen dunklen Querstreifen in einen oberen Abschnitt zum Sehen über und einen unteren zum Sehen im Wasser. Der Streifen wird gebildet von zwei pigmentierten Irislappen, die miteinander verwachsen (**631**). Ihnen entspricht ein Pigmentstreifen in der Cornea (**632** *Pig*). Auch die Retina ist in zwei Regionen gesondert. Die Linse ist sehr groß, die Cornea stark gewölbt. Die Tiere schwimmen oft

mit der oberen Augenhälfte über dem Wasser und hüpfen bei Ebbe wie die Schlammspringer auf dem Strande umher.

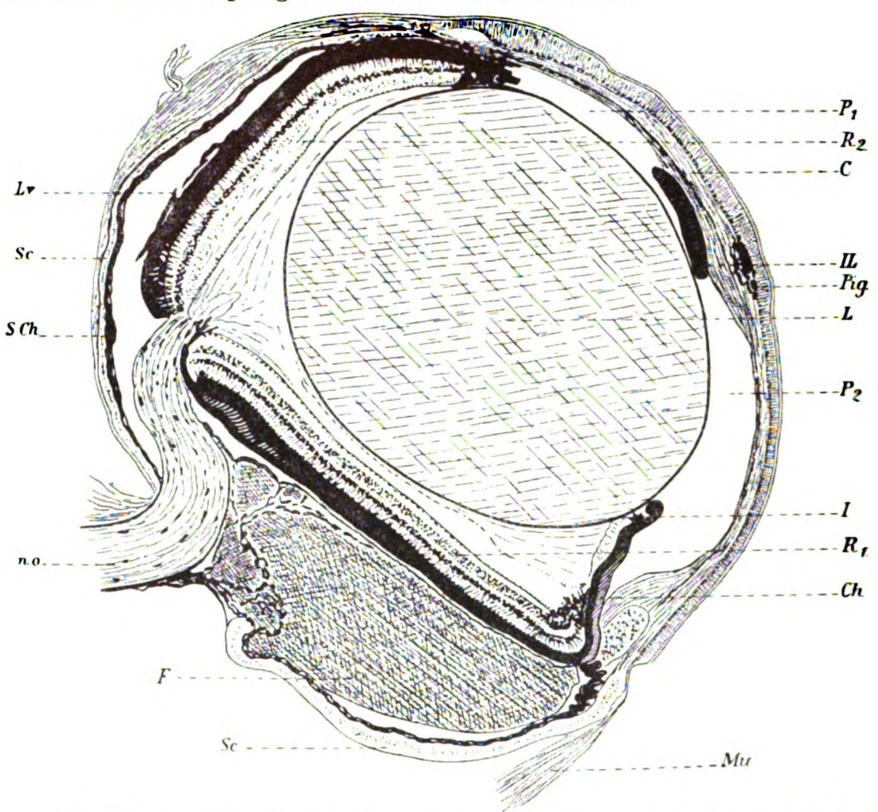


Fig. 632. Vertikaler Meridionalschnitt durch das Auge von *Anableps tetrophthalmus* nach KLINKOWSTRÖM. *C* Cornea, *Ch* Chorioidea, *F* Fettgewebe, *I* Iris, *IL* Irislappen, *L* Linse, *Lv* Lamina vasculosa, *M* Augenmuskeln, *No* Nervus opticus, P_1 obere, P_2 untere Pupillenöffnung, *Pig* Pigmentstreifen in der Cornea, R_1 und R_2 Retina, *Sc* Sclera, *SCh* Suprachorioidea.

4) **Tiefseeteleostei.** Die Valdivia-Expedition hat unsere Kenntnisse über die Augen der Tiefseefische in ungeahnter Weise erweitert. Sie hat zahlreiche pelagische Fische erbeutet, welche offenbar der Dunkelfauna angehören, wobei es aber zweifelhaft bleibt, ob sie dauernd in der Tiefsee unter 400 m sich aufhalten oder nachts in die höheren Regionen steigen. 4 Gattungen: *Ipnops, Cetomimus, Barathronus, Aphyonus* und der Tiefseeroche *Benthobatis* besitzen rückgebildete Augen, so daß sie blind oder fast blind sind. Die übrigen Gattungen haben überwiegend normale Augen, welche mäßig groß sind, und nur wenige haben besonders große oder auffallend kleine Augen. Bei 12 Gattungen, die zu 7 Familien gehören, hat sich das Sehorgan zu einem röhrenförmigen, höchst eigenartigen „Teleskopauge“ weiter entwickelt. Allen Tiefseefischen fehlen die Zapfen, und die Stäbchen sind meist sehr lang und erreichen nicht selten die halbe Breite der Netzhaut. Da sie gleichzeitig sehr schmal sind, ist ihre Zahl sehr groß. Das Pigment des Deckepithels findet sich stets bei den ausgewachsenen Individuen in

der Dunkelstellung, bei Jungfischen zuweilen auch in der Lichtstellung. Die Fähigkeit, Pigmentfortsätze zu bilden, geht im Alter ganz verloren, denn wenn solche Formen durch Auftriebströmungen (*Argyropelecus* bei Messina) lebend an die Oberfläche gelangen, so bleibt das Pigment in der Dunkelstellung. Ein Tapetum retinale fehlt den eigentlichen Tiefenbewohnern. Wo es vorkommt (*Evermannella, Myctophum*), handelt es sich um Formen, die auch in höhere Schichten aufsteigen. Bei der 42 mm langen Larve *Stylophthalmus paradoxus* (**633**) sitzt das Auge auf einem 7 mm langen dünnen Stiel, welcher von dem Antorbitalfortsatz des Knorpelschädels durchzogen wird und daher unbeweglich ist. Weiter wird er von den 6 Augenmuskeln und dem Opticus durchzogen. Da er beim Schwimmen hinderlich ist und wegen seiner Unbeweglichkeit das Gesichtsfeld nicht erweitert, ist er wohl als eine exzessive Bildung zu deuten. Einige Beobachtungen sprechen dafür, daß er bei weiterem Wachstum rückgebildet wird. Cornea und Linse der Tiefsee-Augen springen weit nach außen vor. Die Teleskopaugen sind bei 10 Gattungen dorsalwärts gerichtet, sehen also nach oben, um das herabfallende Planktonmaterial zu erspähen; bei 2 Gattungen (*Winteria, Gigantura*) verlängern sie sich nach vorn. Da sie immer dicht beisammen stehen und wegen der geringen Ausbildung der Muskeln ganz oder fast unbeweglich sind, werden sie dem Tiere ein binoculares Sehen und damit ein Abschätzen der Entfernungen gestatten. Außerdem sammelt die größere Linse mehr Licht. Obwohl das Vorkommen in ganz verschiedenen systematischen Gruppen beweist, daß es sich vielfach um Konvergenzerscheinungen handelt, stimmen doch alle Teleskopaugen in hohem Maße überein. Sie stellen gleichsam Ausschnitte aus einem sehr großen kugligen Auge dar, indem nur der um die Sehachse gelegene zentrale Teil des Auges sich erhielt, die peripheren aber verschwanden. Dadurch wird bedeutend an Raum gespart, freilich auf Kosten der Retinaausdehnung. Die Cornea hat eine dorsale Lage, setzt sich aber häufig lateral fort (*Dissomma* **634**). Hieraus und aus der medialen Lage des Opticus geht hervor, daß sich das Teleskopauge dadurch aus einem gewöhnlichen Fischauge entwickelt hat, daß sich der Augenbecher nach dem Rücken zu gedreht und dabei eine röhrenförmige Gestalt angenommen hat

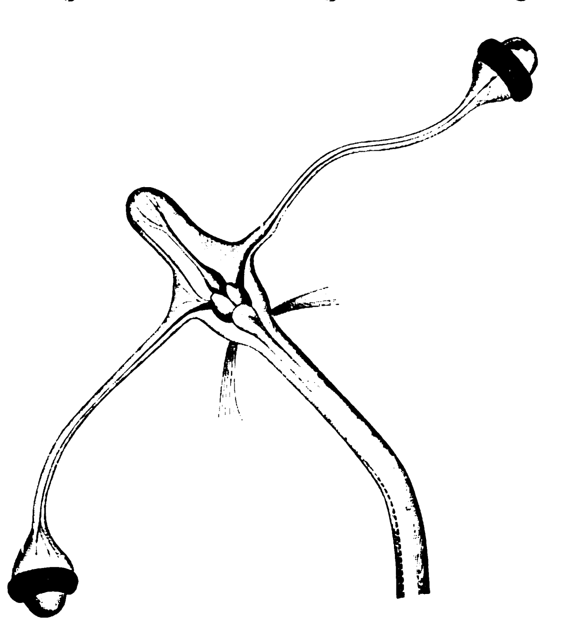


Fig. **633**. Kopfende der Stomiatidenlarve *Stylophthalmus paradoxus* Brauer, nach Chun.

(**635**), um in Anpassung an das Dunkelleben eine sehr große Linse aufnehmen zu können. Diese Linse hat aber denselben Abstand von der Retina wie in einem normalen Fischauge und schiebt sich zur Hälfte oder noch weiter aus der Pupille vor, welche fast so breit ist wie die Röhre. Die dorsale Irishälfte ist infolgedessen sehr klein geworden, während die ventrale sich sehr vergrößert hat. Ein Aufhängeband und ein Retraktor der Linse sind vorhanden. Bei allen Wirbeltieraugen dient der Hintergrund der Retina zum genauen Unterscheiden, während die Peripherie zum Bewegungssehen eingerichtet ist. Diese Sonderung hat hier zu zwei schon morphologisch mehr oder weniger scharf gesonderten Abschnitten geführt, welche an der Opticuspapille zusammentreffen. Die Hauptretina im Fundus ist dick und enthält zahlreiche lange dünne Stäbchen im normalen Abstand von der Linse.

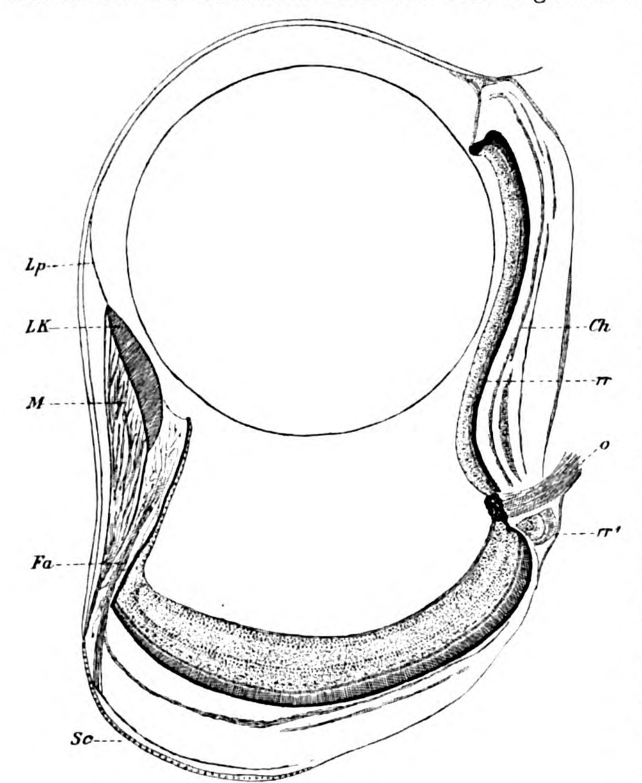


Fig. **634**. Sagittalschnitt durch das Teleskopauge des Tiefseeteleosteers *Dissomma anale* nach BRAUER. *Ch* Chorioidea, *Fa* Fasern der Argentea, *Lp* Lig. pectinatum, *LK* Linsenkissen desselben, *M* glatter Muskel, *O* Opticus, *rr* Nebenretina, *rr*' Fenster derselben, *Sc* Sclera.

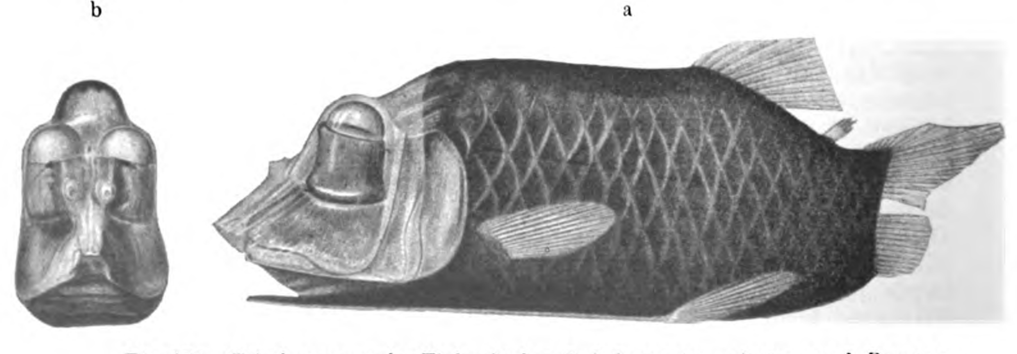


Fig. **635**. Teleskopaugen des Tiefseefisches *Opisthoproctus soleatus*, nach BRAUER. a von der Seite, b von vorn.

Die Nebenretina nimmt die mediale Seitenwand ein, ist dünn und besitzt weniger zahlreiche, kurze, dicke Stäbchen dicht neben der Linse. Sie pflegt am pupillarem Rande viel besser ausgebildet zu sein als weiter nach unten. Die Hauptretina dient offenbar zum genauen Erkennen, soweit dies trotz der riesigen Linse in dem schwachen Lichte der Tiefsee überhaupt möglich ist. Die Nebenretina erweitert das Gesichtsfeld nach unten hin, kann aber wegen des geringen Abstandes von der Linse nur sehr verschwommene Bilder liefern und dient daher wohl nur zur Wahrnehmung der Bewegungen von leuchtenden Organismen. Von speziellen Bildungen seien das aus dem Ligamentum pectinatum

Fig. 636.

Fig. 637.

Fig. 636. „Fenster" in der Nebenretina des Teleskopauges von *Dolichopteryx* nach BRAUER. *C* Cornea, *Kn* Knorpel der Sclera, *l* Linse, *nre* Fenster in der Nebenretina, *ta* Tapetum (Argentea).

Fig. 637. Rudimentäres Auge des Tiefseefisches *Cetomimus gilli* nach BRAUER. *c* Cornea, *al* Linse, *re* Retina, *p* Pigment, *rep* Retinapigment, *scl* Sclera, *bl* Blutgefäß, *bi* Bindegewebe.

hervorgegangene Linsenkissen von *Dissomma* (**634** *Lk*) erwähnt, welches der Linse eine Unterlage gewährt und mit einem Muskel in Verbindung steht, durch dessen Kontraktion eine Senkung des Kissens und der Linse und damit eine Ferneinstellung erfolgt. Bei *Dolichopteryx, Winteria* und *Opisthoproctus* bildet die Nebenretina am pupillaren Rande eine nach außen vorgewölbte Verdickung, deren Pigmentschicht an einer Stelle unterbrochen ist (**636**), so daß durch dieses „Fenster" Licht wahrgenommen wird, welches nicht durch die Linse hindurch

gedrungen ist, sondern, von außen kommend, zunächst die Stäbchen trifft. Die Bedeutung der Einrichtung ist nicht klar, zumal sie bei *Gigantura* und *Dissomma* (**634** *rr*[1]) neben der Opticuspapille liegt, wo sie schwerlich von Licht getroffen werden kann. Es handelt sich wohl in diesem Falle um eine indifferente, in jenem um eine unzweckmäßige Einrichtung.

5) **Rückgebildete Teleosteer-Augen** sind bekannt von einigen Tiefseefischen und von Bewohnern unterirdischer Gewässer. Von ersteren seien hier genannt *Cetomimus gilli* (**637**), dessen Auge von außen als eine 0,7 mm breite helle Hautpartie erscheint. Cornea und knorplige Sclera sind noch ziemlich normal. Die Chorioidea ist stark verdickt. Das pigmentreiche Deckepithel ist wohlerhalten, aber stark gefaltet (Schrumpfung?) und von der eigentlichen Retina durch einen großen Hohlraum getrennt. Die einzelnen Schichten der Retina sind kaum zu unterscheiden, die Stäbchen sehr klein und spärlich. Eine Iris ist kaum angedeutet. Die Hinterwand der kleinen Linse hat sich zu einem Pfropf ungeordneter Zellen umgebildet. Die hier wie bei vielen rudimentären Organen beobachtete Disharmonie der Teile kehrt auch bei dem tief unter der Haut liegenden kleinen Auge von *Barathronus affinis* wieder, dessen Deckepithelpigment hauptsächlich auf einen großen Klumpen zusammengedrängt ist.

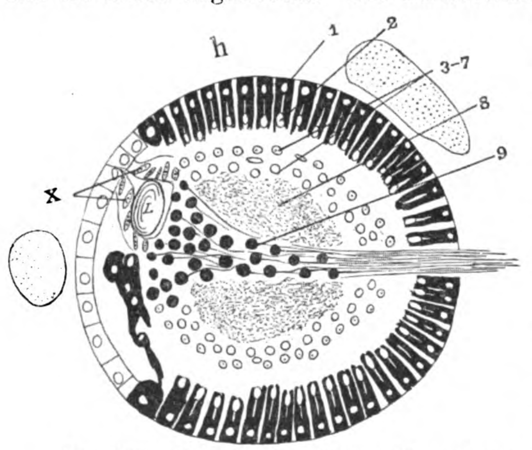


Fig. **638**. Schema des rudimentären Auges von *Amblyopsis spelaeus*, nach EIGENMANN. *L* Linse, welche nur vorübergegend auftritt, *X* rudimentäre Iris, Zahlen s. **639**.

Unter den Höhlenfischen ist die nordamerikanische Familie der Amblyopsidae besonders interessant, weil zu ihnen der oberirdische dunkel gefärbte *Chologaster cornutus* und unterirdische Arten gehören, nämlich der blaß gefärbte *Chologaster papilliferus*, der noch hellere *Chol. agassicii* und die farblosen *Amblyopsis spelaeus*, *Typhlichthys subterraneus* und *Troglichthys rosae*. *Chologaster* besitzt äußerlich sichtbare, etwas rückgebildete, aber noch funktionierende Augen, die freilich bei dem blaß gefärbten *Ch. agassicii* außerordentlich klein sind, während die übrigen Gattungen nur Rudimente unter der Haut aufweisen, deren einzelne Elemente, wie so oft bei rudimentären Organen, individuell sehr variieren. So kann z. B. die Linse bei *Amblyopsis* und *Typhlichthys* vorhanden sein oder fehlen, Größe und Gestalt der Augen schwanken erheblich. Der noch oberirdisch lebende *Chol. cornutus* hat eine mehr rückgebildete Retina als die beiden unterirdischen Arten der Gattung, ein Beweis, daß die Rückbildung der Augen schon vor der subterranen Einwanderung begann. Er lebt in sumpfigen Gewässern der südlichen Vereinigten Staaten, vielleicht im Schlamm oder in dunklen Plätzen. *Chol. papilliferus* und *Amblyopsis* sind negativ heliotropisch, wenn sie ans Licht gebracht werden, und suchen ihre

Nahrung in den Höhlengewässern mit Hilfe ihrer Tastorgane. Das hat sekundär die Rückbildung der Augen veranlaßt. *Amblyopsis* (**638**) zeigt sehr kleine, tief unter der normalen Haut liegende Augen auf dem Stadium des Augenbechers mit einem sehr kleinen Hohlraum, aber ohne Linse. Eine Linse wird zwar durch Abschnürung von der Haut angelegt, verschwindet aber bei der 7 mm-Larve. Eine Pupille fehlt, indem die Irisränder zusammenwachsen. Das Pigment im Deckepithel ist stark entwickelt oder zuweilen auch fehlend. Die verschiedenen Schichten der Retina und einfache „Zapfen" sind zu erkennen, während die Stäbchen fehlen. Da die letzteren sonst immer zur Wahrnehmung geringer Lichtmengen dienen (vgl. den Abschnitt über die Retina der Säuger), wird man annehmen müssen, daß diese Zapfen in Wirklichkeit verkürzte Stäbchen sind. Die dicke Sclera enthält sehr variable Knorpelstücke. Die Zahl der Augenmuskeln variiert zwischen 1 und 6. Die Lichtscheu von *Amblyopsis* hat ihren Sitz in der Haut, denn sie bleibt auch erhalten nach Entfernung der vollständig funktionslosen Augen. Bei *Typhlichthys* (**639**) hat das Auge einen ähnlichen Bau, ist aber völlig pigmentlos und besitzt auch keine Knorpelstücke in der Sclera. Noch weiter rückgebildet ist das Auge bei *Troglichthys*. Ein Vergleich der verschiedenen Arten zeigt, daß die Rückbildung im allgemeinen durch ein Stehenbleiben auf frühen ontogenetischen Stadien erfolgt, aber im einzelnen sehr variiert. Abgesehen von der überall beobachteten Größenabnahme bildet sich bei der einen Art dieses Element, bei einer andern jenes zuerst zurück. Die Pigmentschicht der Retina ist sogar bei *Chologaster* und *Typhlogobius* auffallend dick im Vergleich mit den übrigen Schichten, während bei *Typhlichthys* fast alles Pigment fehlt, obwohl die Pars optica noch gut ausgebildet ist (**639**). Die bekannte Disharmonie der Teile rudimentärer Organe spricht sich darin aus, daß bei *Amblyopsis* und *Typhlichthys* eine winzige Linse neben einer dicken Retina vorkommt, oder darin, daß bei *Troglichthys* die Scleralknorpel vielfach bedeutend größer sind als das Auge. Jedes der rudimentären Augen hat seine besonderen Eigenheiten und kann nicht in jeder Beziehung als eine auf früher ontogenetischer Stufe stehen gebliebene Hemmungsbildung angesehen werden. Die Ontogenie des *Amblyopsis*-Auges verläuft so, daß die ersten Stadien palingenetisch sind, während die späteren der Rückbildung zustreben. Eine zweite Gruppe von blinden Höhlenfischen

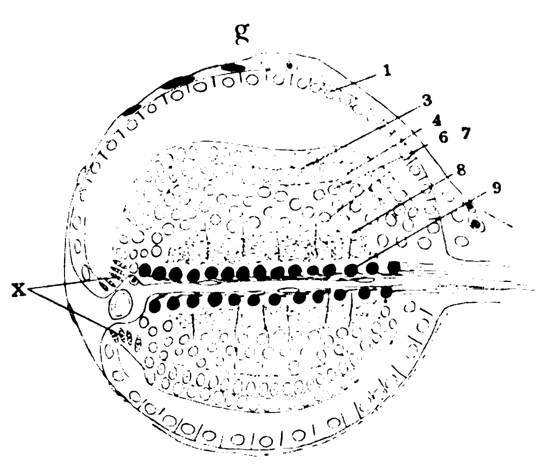


Fig. **639**. Schema des rudimentären Auges von *Typhlichthys subterraneus*, nach EIGENMANN. *1* Pigmentepithel, *2* Stäbchen und Zapfen, *3* äußere Körnerschicht, *4* äußere reticuläre Schicht, *5* horizontale Zellen, *6* innere Körnerschicht, *7* Spongioblastenschicht, *8* innere reticuläre Schicht, *9* Ganglienzellen, *X* Uebergang der beiden Retinablätter.

gehört zu den Welsen, so der farblose *Trogloglanis pattersoni* von San Antonio, Texas, der äußerlich nichts mehr von einem Auge erkennen läßt, der noch dunkel pigmentierte *Gronias nigrilabris* von Pennsylvanien u. a. In Indiana und Kentucky leben normaläugige Welse in Höhlengewässern und andere freilebende Welse bevorzugen dunkle Wohnorte, so daß sich die Umwandlung zu blinden unterirdischen Arten innerhalb dieser Familie stufenweise verfolgen läßt.

4. Ganoiden.

Die Augen dieser Fische bedürfen noch einer genaueren Untersuchung, scheinen aber denen der Knochenfische sehr ähnlich zu sein. Die Linse ist beim Stör in der Sehachse etwas kürzer als im Querdurchmesser. Ein Aufhängeband der Linse ist für *Lepidosteus* nachgewiesen, ebenso ein Linsenmuskel für diese Art und für *Amia* und den Stör. Ein Processus falciformis ist beim Stör und bei *Lepidosteus* vorhanden, bei *Amia* und *Polypterus* noch nicht beobachtet worden. In der Retina fehlt eine deutlich gesonderte innere Körnerschicht, indem die Bipolaren zerstreut zwischen Stützzellen und großen Lymphräumen liegen. Stäbchen und Zapfen sind vorhanden. Ein Chorioidealkörper kommt nur bei *Amia* als dickes hufeisenförmiges Band vor. Eine Argentea wird erwähnt von *Acipenser* und *Amia*. Die Sclera enthält knorplige Einlagerungen und bei *Acipenser sturio*, wo sie enorm dick ist, ähnlich wie bei einem Wal, außerdem eine dorsale und ventrale Knochenschuppe. Der Stör besitzt auch ein Tapetum lucidum in der Chorioidea und zahlreiche Ciliarfalten, gleicht also in dieser Hinsicht den Selachiern.

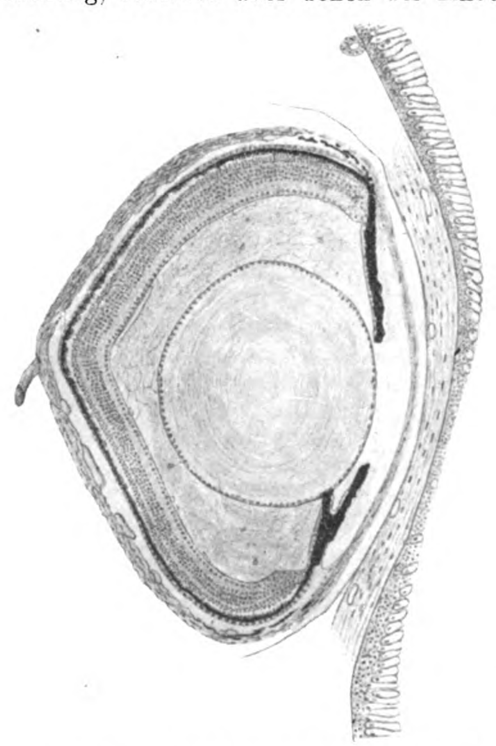


Fig. 640. Vertikalschnitt durch das Auge von *Protopterus annectens* nach Hosch. Daß die Kerne auch an der Hinterwand der Linse eingezeichnet worden sind, beruht wohl auf einem Irrtum.

5. Dipnoer.

Bei allen Lurchfischen ist das Auge im Verhältnis zum Körper sehr klein, was an die Amphibien erinnert. Es ist, soviel ich weiß, nur vom *Protopterus annectens* näher untersucht worden. Bei einem 30 cm langen Tiere dieser Art mißt es nur 2 mm im horizontalen und

1,4 mm im vertikalen Durchmesser. Die Haut bildet einen geschlossenen Conjunctivalsack (**640**) vor dem Auge, dessen äußere Wand in der Mitte sich verdünnt und hier auch keine Drüsen enthält, aber im übrigen sich nicht von der Haut unterscheidet. Man kann hier wie bei *Periophthalmus* (S. 651) eine Anpassung an den Landaufenthalt und speziell gegen das Eintrocknen des Auges während des Sommerschlafes in der Erde sehen. Die Sclera enthält eine Knorpelplatte. Die Chorioidea ist dünn, ohne Argentea, Chorioidealkörper und ohne Processus falciformis. Die Linse ist sehr groß und ist, wenn die Abbildung in dieser Beziehung richtig ist, wie bei einem Landwirbeltier hinter die Iris gerückt. Die Iris und Retina weisen keine Besonderheiten auf. In der letzteren scheinen nur sehr große Stäbchen vorzukommen, wenigstens sind Zapfen noch nicht sicher nachgewiesen worden. Ueber den Akkommodationsapparat ist nichts bekannt. Glaskörpergefäße sollen bei *Ceratodus* fehlen, während sie bei *Protopterus* vorkommen.

6. Amphibien.

Bei den Amphibien entwickelt sich das Auge in demselben Maße zu höherer Vollkommenheit, als die Tiere das Wasser verlassen und an das Landleben sich anpassen. Bei den dauernd im Wasser lebenden Gattungen *Cryptobranchus, Amphiuma, Necturus, Siren* ist es sehr klein und noch ohne Lider. Bei einem 114 cm langen Exemplar des Riesensalamanders hatte die Cornea nur einen Durchmesser von 3 mm, und der sagittale Durchmesser des Auges betrug 9 mm, der äquatoriale 7 mm. Es ist so klein, daß es zwischen den vielen Hautwarzen fast verschwindet. Das Tier sieht auch Fische und andere Objekte erst dann, wenn sie dicht über der Schnauze sich bewegen. Bei den dauernd im Wasser und gleichzeitig im Dunklen lebenden *Proteus anguineus, Typhlomolge rathbuni* und *Typhlotriton spelaeus* ist das Auge tief unter die Haut gesunken und von außen nicht sichtbar. Bei Salamandern (*Triton, Salamandra*), die ja schon halb zu Landtieren geworden sind, finden wir ein Auge von mittlerer Größe mit deutlichen Lidern, endlich bei den Anuren ein sehr großes, zum Sehen auf dem Lande eingerichtetes Sehorgan mit kompliziertem Lidapparat und mit großer HARDERscher Drüse. Nur bei den fast immer im Wasser sich aufhaltenden *Xenopus*-Arten und *Pipa americana* ist das Auge sehr klein, was wohl auf sekundärer Rückbildung beruht. Bei Salamandern und Anuren springt das Auge infolge seiner Größe über die Kopfhaut stark vor. Da bis jetzt besonders das Auge von *Rana* genauer untersucht worden ist, halten wir uns in erster Linie an dieses (**641**). Es ist schon ein typisches Landauge. Vom Fischauge unterscheidet sich das Sehorgan der Amphibien hauptsächlich durch das Fehlen eines Tapetums, einer Argentea und des Processus falciformis. Ferner durch die stärker gewölbte Cornea, durch die kleine, nicht mehr kugelige Linse, welche an ZINNschen Fasern aufgehängt ist, und vollständig hinter der Iris liegt, durch die Lider und das Auftreten von Augendrüsen.

Die **Cornea** des Frosches ist stark gewölbt (**641**) und wirkt daher auf dem Lande als lichtbrechendes Medium, wodurch das Tier normalsichtig oder schwach kurzsichtig wird. Im Wasser fällt diese Wirkung fort, da die Flüssigkeit der vorderen Augenkammer ungefähr denselben

Brechungsindex hat wie Wasser, und das Tier wird weitsichtig. Aehnlich verhalten sich Kröten und Landsalamander. Bei den dauernd im Wasser lebenden Amphibien macht die Hornhaut einen flacheren Ein-

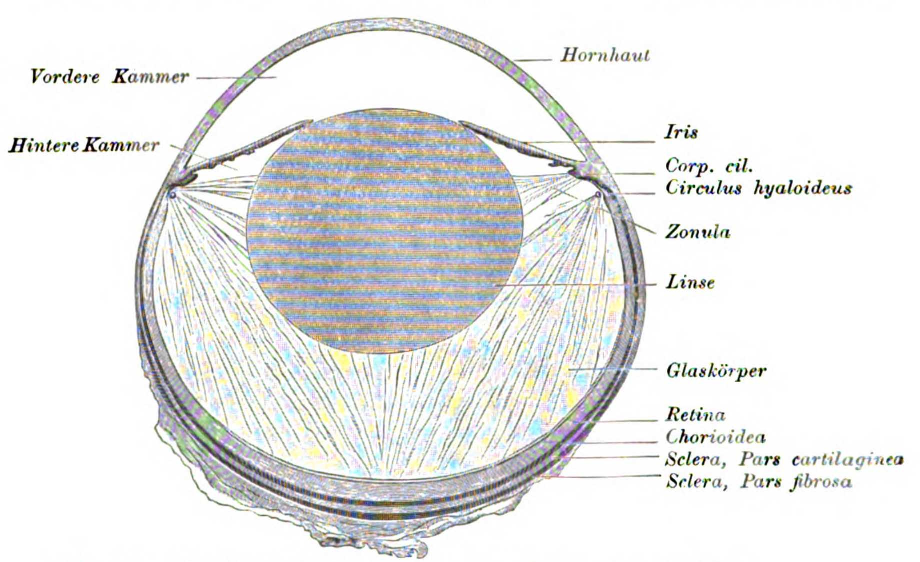


Fig. 641. Meridionalschnitt durch das Froschauge nach Retzius.

druck. Die Froschcornea besteht aus einer vielschichtigen Epidermis mit Stratum corneum und einem Corium von rechtwinkelig sich kreuzenden Fibrillenbündeln, zwischen denen merkwürdige membranlose platte Zellen liegen, welche durch viele parallele Ausläufer zusammenhängen (**642**). Zu innerst wird die Hornhaut von einer Descemetschen Membran mit anliegendem Endothel begrenzt, das sich über die Iris fortsetzt. Die Hornhaut des Riesensalamanders ist durch sehr zahlreiche Blutkapillaren bemerkenswert, die das Sehen beeinträchtigen müssen (**643**). Bei *Salamandra* ist sie zweischichtig, bei *Triton* dreischichtig, bildet aber außen kein Stratum corneum, sondern einen gestrichelten Cuticular-

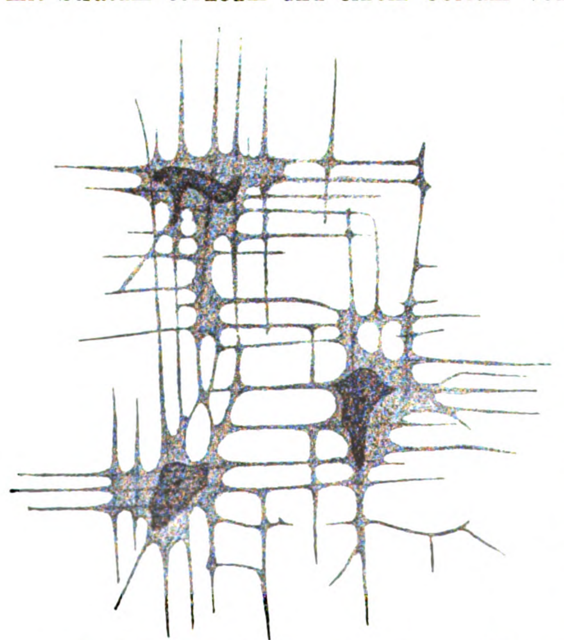


Fig. 642. Netz der Hornhautzellen und ihrer Ausläufer von *Rana*, nach Swaen.

saum; *Onychodactylus* zeigt eine Mittelform, indem die mittlere Zellschicht nicht überall ausgebildet ist. Bei Urodelenlarven kommen auf der Hornhaut an einzelnen Stellen Flimmerzellen vor. Die Larven der heimischen Amphibien besitzen eine Schutzbrille, wie die früher (S. 649) erwähnten Fische (**629**), in dem die Schicht des subcutanen Bindegewebes sich als innere Cornea von der äußeren Hornhautbrille (Epidermis und Corium) abgetrennt hat. Bei der Metamorphose verwachsen beide.

Die **Sclera** enthält bei *Rana, Proteus, Menopoma, Amblystoma* und *Onychodactylus* in der hinteren Augenhälfte ein hyalines Knorpelblatt

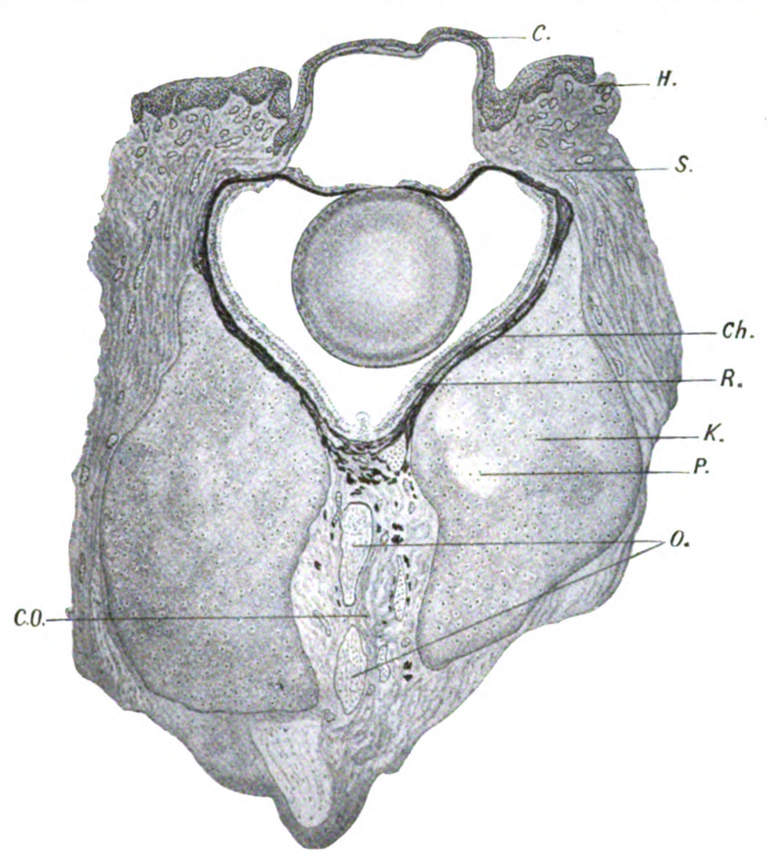


Fig. **643**. Auge von *Cryptobranchus japonicus* nach LAUBER. *C* Cornea, *Ch* Chorioidea, *C.O* Canalis opticus, *H* Hant, *K* Scleralknorpel, *O* Opticus, *P* weniger dichte Partie im Knorpel, *S* sclerales Bindegewebe.

(**641**), welches bei *Cryptobranchus* (**643**) sogar ungewöhnlich dick ist nach der bekannten Regel der Disharmonie der Teile in rudimentären Organen. Bei den fossilen Stegocephalen findet sich an seiner Stelle ein Kranz von Knochenplatten. Bei *Triton* und *Salamandra* fehlt der Knorpel oder ist nur sehr schwach. Beim Frosch schimmert das Pigment der Aderhaut durch die Sclera hindurch.

Die **Chorioidea** des Frosches sieht infolge vieler hauptsächlich zu 2 Platten angeordneter Pigmentzellen schwarz aus, ist aber dabei übersät

mit goldig oder grünlich glänzenden Flecken, deren Entstehung noch unklar ist. Zwischen den beiden Platten breiten sich grobe Gefäße und neben dem Deckepithel eine dünne Lage capillarer Blutgefäße aus.

Die **Retina** der Amphibien zeigt die übliche Schichtung (**644**) und enthält besonders große Elemente. Die Pigmentzellen des Frosches führen an ihrer Basis außer dem Kern gelbe Fettropfen und unregelmäßige Eiweißkörner (Myeloidkörner). Jede Zelle läuft in 10—40 Fortsätze aus und umgreift damit 3—15 Stäbchen. Das braune Pigment, dessen Körner sehr verschieden gestaltet sein können, tritt unter der Einwirkung des Lichts in diese Fortsätze über, während es im Dunkeln zurückgezogen wird. Die frischen Stäbchen (**644**) zerfallen in rote mit längerem Außenglied und in weniger zahlreiche grüne mit kürzerem Außenglied. Die rote Farbe wird durch Sehpurpur hervorgerufen, welches im Lichte rasch bleicht, die grüne durch eine Modifikation desselben.

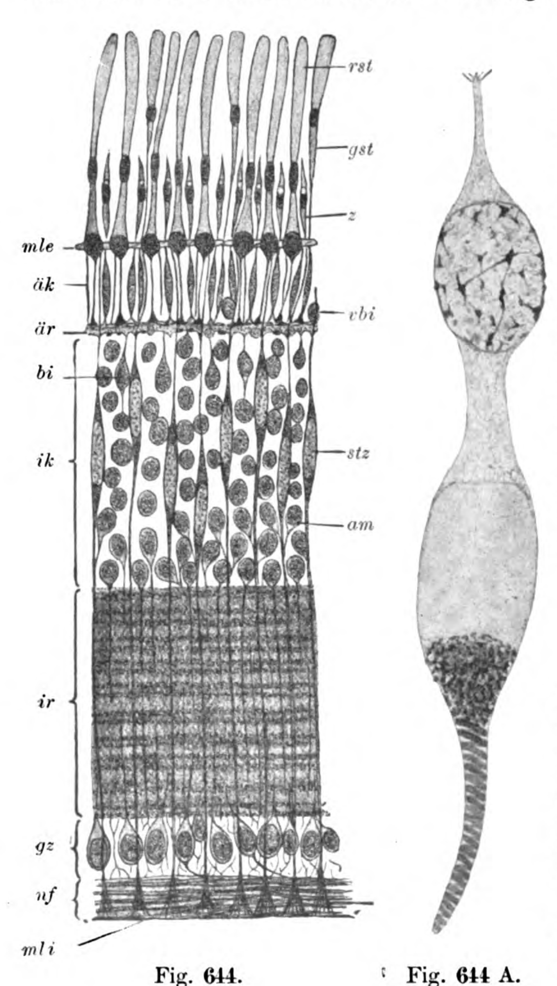


Fig. 644. Fig. 644 A.

Fig. **644**. Retina von *Rana esculenta* nach W. MÜLLER. *am* Amakrinen (Horizontalzellen). *äk* äußere Körner, *är* äußere reticuläre Schicht, *bi* bipolare Zellen, *gst* grüne Stäbchen, *gz* Ganglienzellen, *mle*, *mli* Membrana limitans externa und interna, *nf* Nervenfasern, *rst* rote Stäbchen, *stz* Stützzellen, *vbi* versprengte Bipolare, *z* Zapfen.

Fig. **644** A. Zapfenzelle aus der Retina von *Rana esculenta* mit großem hellen Körper in dem Innenglied, nach MOROFF.

Die Zapfen sind weniger zahlreich vorhanden als die Stäbchen und auch bedeutend kleiner als sie. Die Stäbchen von *Rana esculenta* erreichen eine Länge von 50—120 μ. Sie werden, wie auch die Zapfen, von einem dicken, eng aufgerollten Spiralband durchzogen, von dem es unsicher ist, ob es blos zur Stütze dient oder das eigentlich perzipierende Element ist, was ich für wahrscheinlicher halte. Im Innenglied der Stäbchen und Zapfen liegt ein kernartiges, sich stark färbendes Gebilde (sog. Ellipsoid) und häufig ein stark glänzender ölartiger Körper (**644** A). Nach MOROFF soll das Ganze aus 3 Zellen bestehen mit 3 durch successive Abschnürungen entstehenden Kernen,

von denen der äußerste zum Spiralband wird, eine Angabe, die recht unwahrscheinlich klingt. Es kommen auch Doppelstäbchen und Doppelzapfen vor. Dorsal von der Opticuspapille liegt eine schmale streifenförmige Zone des deutlichsten Sehens (Area centralis, **645**), in der die Retina verdickt ist und die Stäbchen verlängert sind. Eine solche Zone fehlt den Urodelen. Die Stäbchen von *Necturus* sind $2^1/_2$mal so groß wie beim Frosch und die größten überhaupt bekannten. Bei *Salamandra maculosa* fehlen die grünen Stäbchen.

Iris, Ciliarkörper, Linse. Die Pupille ist bei den Urodelen meist rund, bei *Rana* und *Bufo* queroval, bei *Pelobates fuscus* und *Alytes obstetricans* senkrecht elliptisch, bei *Bombinator* dreieckig. Entsprechend der vollkommenen Kreuzung der Optici sind beide Augen hinsichtlich der Verengerung der Pupille voneinander unabhängig. Die Iris unserer *Triton*-Arten ist meist goldgelb, zuweilen etwas schwärzlich, beim Feuersalamander und bei *Xenopus* schwarz. Die Iris der heimischen

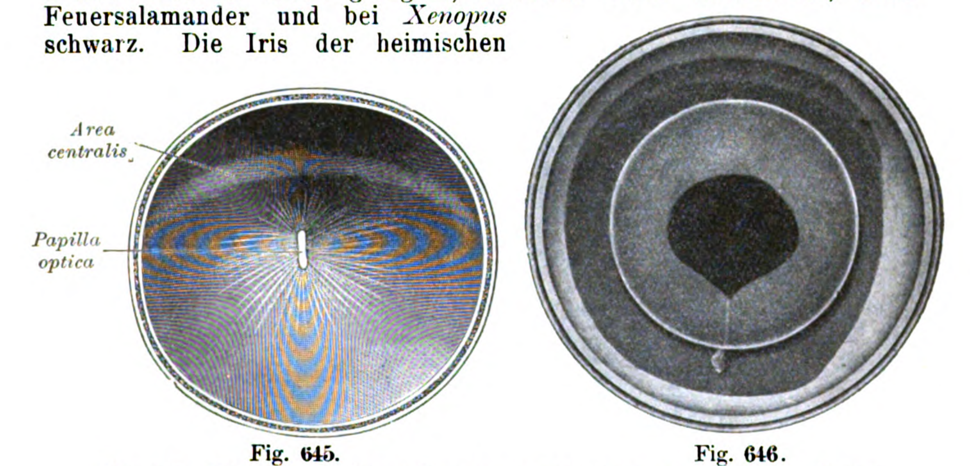


Fig. 645. Fig. 646.

Fig. **645**. Hintergrund des rechten Auges von *Rana esculenta* nach GAUPP.
Fig. **646**. Vordere Augenkammer von *Salamandra maculosa*, von hinten gesehen, nach HESS.

Frösche sieht schwarz aus und ist übersät mit goldglänzenden Flecken; daher finden sich im Stroma dunkle Melanophoren und gelbe Xantholeucophoren, welch' letztere durch Einlagerung von Guanin auch bläulich oder grau aussehen können. In dem Pupillarteile liegen die glatten ectodermalen Fasern des Sphincter, welche infolge ihres Pigmentgehalts direkt durch Licht zur Kontraktion gebracht werden können (vgl. S. 385). Sehr zarte Dilatatorfasern liegen an der Wurzel der Iris. Die beiden hinter dem Stroma liegenden Epithelschichten sind pigmentiert. Ein Ciliarkörper hebt sich bei den Urodelen kaum ab, da nur eine Falte im ventralen Meridian vorhanden ist (**646**, **647**). Die entsprechende Region ist aber an der schwarzen Pigmentierung und den ZINNschen Fasern zu erkennen. Jene knopfartige Falte ist dadurch bemerkenswert, daß sie einen Rest der fötalen Augenspalte ausfüllt, indem beide Epithelblätter der Retina zu beiden Seiten eines bindegewebigen Pfropfes ineinander übergehen. In diesem letzteren liegt ein zarter, mit seiner Sehne bis zur Linse reichender (**647** *Mpr*) Muskel, durch dessen Kontraktion die Linse etwas nach vorn gezogen werden kann. Er ist dem Retractor lentis der Fische homolog, wenngleich er

als Protractor wirkt. Es ist noch unentschieden, ob er mesodermaler Herkunft ist, wie seine Lage im Bindegewebe vermuten läßt, oder ob er, wie der Retractor der Fische vom Epithel, also vom Ectoderm abstammt. Die Anuren (648) besitzen ein sehr ausgeprägtes System von radiären Ciliarfalten, welche dorsal und ventral am längsten sind. Von ihnen entspringen die ZINNschen Fasern (Zonula ciliaris). Die bei den Urodelen erwähnte Verdickung in der Augenspalte ist ebenfalls vorhanden, dient aber nicht zum Durchtritt eines Muskels, sondern zum Uebertritt der Vena und Arteria hyaloidea in den Glaskörper. Am pupillaren Rande bildet die Iris der Anuren außerdem in der Mitte eine dorsale und eine ventrale, schwarz pigmentierte Verdickung, von denen jene dem Operculum der Rochen entspricht. Bei Urodelen fehlt sie, läßt sich aber durch Entfernung der Linse hervorrufen und schnürt sich dann zu einer neuen Linse ab. Bei den Anuren

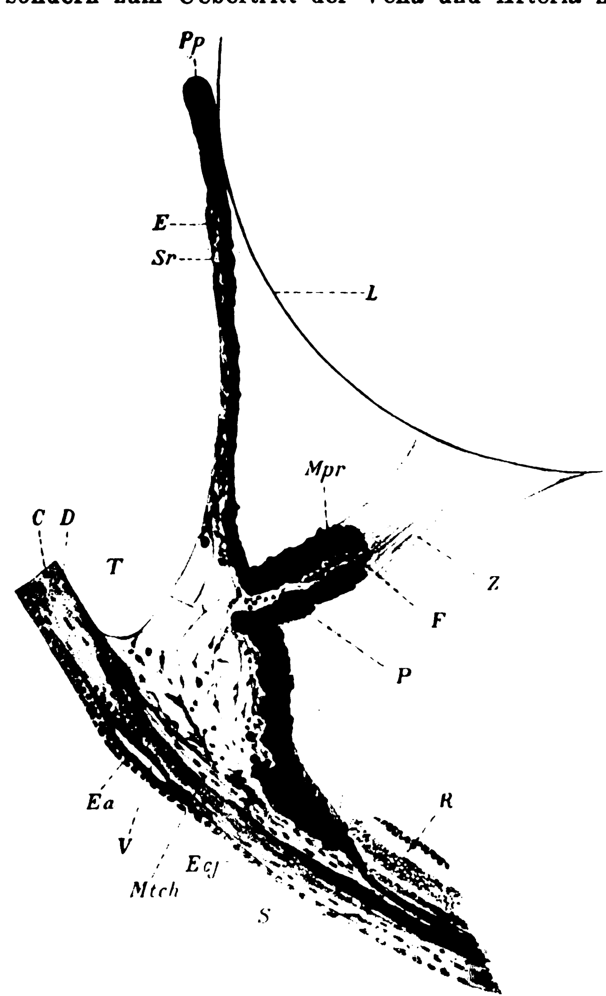


Fig. 647. Senkrechter meridionaler Schnitt durch den unteren Teil der vorderen Augenhälfte von *Triton taeniatus* nach TRETJAKOFF. Vergr. ca. $^{107}/_{1}$. *C* Cornea, *D* DESCEMETsche Membran, *E* Epithelschichten der Iris, *Ea* Epithel am Annulus pericornealis, *Ecj* Epithel der Conjunctiva, *F* Rudiment der Augenspalte, *L* Linse, *Mpr* Musculus protractor lentis, *Mtch* Tensor chorioideae, *P* Ciliarfalte, *Pp* Pupillarrand der Iris, *R* Retina, *S* Sclera, *Sr* Stroma der Iris, *T* Netzwerk des Kammerdreiecks, *V* Periscleralgefäße, *Z* Zonula ciliaris.

findet sich nun dorsal und ventral (649 *Mr*) im Gewebe des Ciliarkörpers ein Muskel, welcher die Linse etwas nach vorn zu ziehen vermag, obwohl er nicht direkt in die ZINNschen Fasern übergeht, also physiologisch dem Linsenmuskel der Urodelen entspricht, wenngleich es wegen der anderen Lage und der Ausbildung oben und unten zweifelhaft ist, ob er ihm homolog ist. Endlich kommt allen Amphibien an der Peripherie des Ciliarkörpers noch ein zarter, meridional ver-

laufender Tensor chorioideae (**647**, **649** *Mtch*) vor, der dem Ciliarmuskel der Amnioten entspricht. Da die fast kuglige, vorn flacher, hinten stärker gewölbte **Linse** (**641**) der Anuren starr ist, also ihre Form nicht verändern kann, wird die Akkommodation durch jenen Protractor bewirkt und stellt das Auge auf die Nähe ein. Der Tensor scheint in demselben Sinne zu wirken, da er an der Corneoscleralgrenze inseriert und bei seiner Kontraktion den Ciliarkörper nach vorn zieht, was eine Erschlaffung der ZINNschen Fasern zur Folge haben muß. In diesem Zustande läßt sich die Linse durch den Protractor nach vorn bewegen. Nach seiner Lage kann dieser Muskel wohl nur mesodermalen Ursprungs sein. Bei *Salamandra, Triton* und unsern Fröschen ist er nur dorsal und ventral ausgebildet, während für *Onychodactylus* eine „sehr umfangreiche Ausbildung“ (OKAJIMA) angegeben wird, wobei er dorsal und ventral am dicksten ist. Damit kann wohl

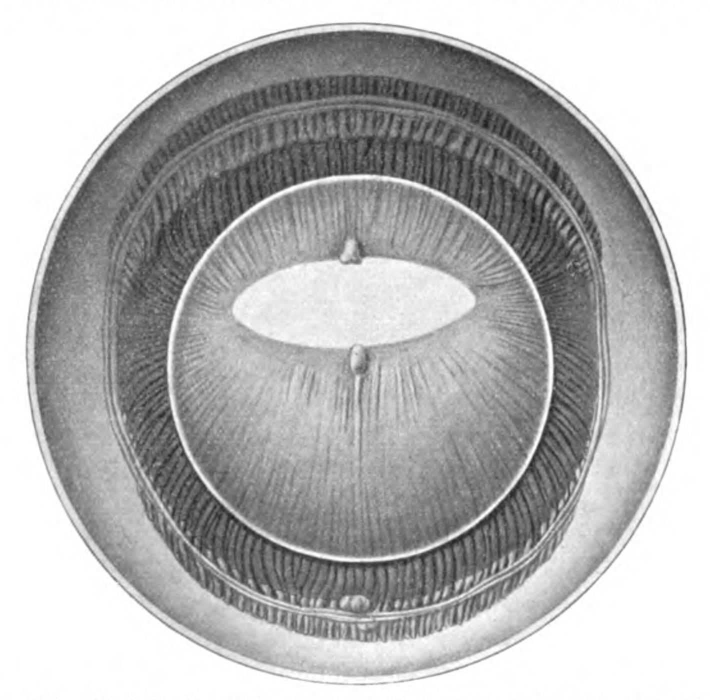


Fig. **648**. Blick in die vordere Augenkammer von *Bufo agua* nach HESS.

nur gemeint sein, daß er schon wie bei den Amnioten allseitig vorhanden ist. Dieser Muskel zeigt bei Anuren nicht nur meridionale (**649** *Mtm*), sondern auch schon circuläre (*Mtc*) Fasern, wie bei Amnioten. Die Linse der Urodelen ist fast rund, da der Krümmungsunterschied zwischen der vorderen und der hinteren Hälfte sehr gering ist. Die Linsennaht (vgl. Linse der Säuger) steht auf der Vorderfläche senkrecht, auf der Hinterfläche horizontal. Sie fehlen bei *Triton* und *Salamandra.* Bei *Onychodactylus* ist die hintere nur als Punkt angedeutet.

Der Glaskörper des Frosches besteht aus einem festen fibrillären Gerüstwerk (**641**), welches sich vom Ciliarkörper bis zum Augenhintergrund verfolgen läßt, und dem wäßrigen Humor vitreus. Er wird

durch eine gefäßreiche Membrana hyaloidea zusammengehalten, welche zur Aufnahme der Linse vorn eine tiefe Fossa hyaloidea bildet. Das **Chiasma** der Optici ist, wie schon erwähnt wurde, total, und die beiden Nerven durchsetzen sich so vollständig, daß die Bündel der einen Seite bald über, bald unter denjenigen der andern Seite verlaufen.

Außer den 6 gewöhnlichen **Augenmuskeln** besitzt der Frosch (und ebenso die Urodelen) noch einen Retractor bulbi, welcher den Augapfel ventralwärts zieht. Er zieht auch bei jeder Schluck-

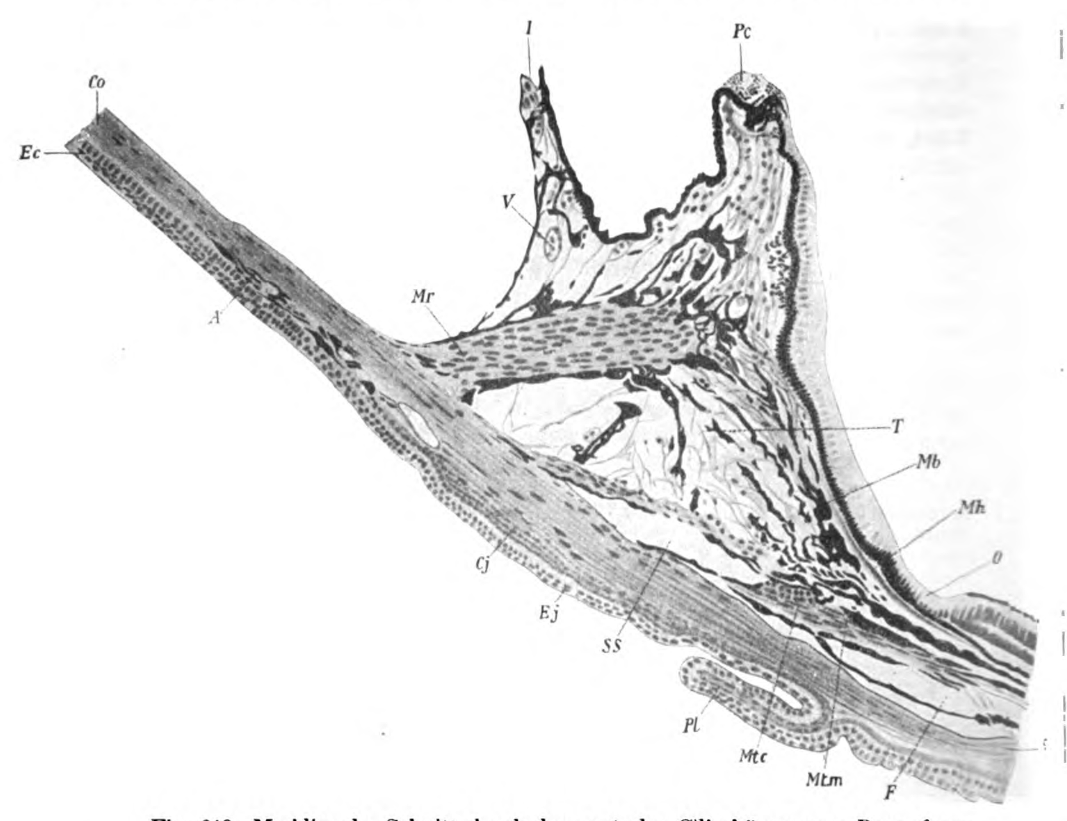


Fig. 649. Meridionaler Schnitt durch den ventralen Ciliarkörper von *Rana fusca* nach TRETJAKOFF. $^{110}/_{1}$. *A* Annulus pericornealis mit den Gefäßen des Hornhautrandes, *Cj* Conjunctiva, *Co* Cornea. *Ec* Corneaepithel, *Ej* Conjunctivaepithel, *F* künstliche Spalte, *I* Iris, *MC* Grundplatte des Ciliarkörpers, *Mh* dessen Membrana hyaloidea, *Mtc*, *Mtm* circuläre und meridionale Fasern des Tensor chorioideae, *Mr* ventraler Musc. protractor lentis, *O* Orbiculus ciliaris, *Pc* Spitze des Processus ciliaris, *Pl* Conjunctivalfalte, *S* Sclera, *SS* Sinus venosus Schlemmii, *T* Gerüstwerk des Kammerdreiecks, *V* Querschnitt des Irisgefäßes in ungewöhnlicher Lage.

bewegung das Auge nach hinten. Da die beiden Sehnen der Nickhaut nach ihrer Vereinigung mit ihm verwachsen, so bewirkt jede Kontraktion dieses Muskels ein Emporziehen der Nickhaut und damit ein Schließen des Auges. Ihm wirkt entgegen ein Levator bulbi, welcher das Auge nach oben zieht und durch die gleichzeitige Kontraktion eines Depressors der Nickhaut diese zurückzieht. Lider fehlen bei *Cryptobranchus, Amphiuma, Necturus, Ichthyophis*, worin

ich eine Wirkung der Rückwanderung ins Wasser sehe. Bei *Onychodactylus* legt sich das größere obere Lid beim Verschluß des Auges über das kleinere untere etwas hinüber. Bei Molchen und Fröschen ist ein kurzes unbewegliches oberes und ein größeres bewegliches unteres Lid vorhanden. Das erstere ist beim Hornfrosch, *Ceratophrys cornuta*, in einen großen kegelförmigen Dorn ausgezogen. Das letztere zerfällt bei den Fröschen (**650**) im zurückgezogenen Zustand in ein Außenblatt, ein Innenblatt und in deren Fortsetzung, die durchsichtige sog. **Nickhaut** (Membrana nictitans), welche vorn und hinten mit einer Sehne den Bulbus umgreift und in der geschilderten Weise an den Retractor durch Bindegewebe befestigt ist. Beim Schließen des Auges bedecken Nickhaut, Innen- und Außenblatt als eine einheitliche Membran die Hornhaut. Diese Nickhaut ist also nur ein Teil des unteren Lides und hat mit der echten Nickhaut der übrigen Wirbeltiere, welche ein selbständiges drittes Lid ist, nichts zu tun. Wir be-

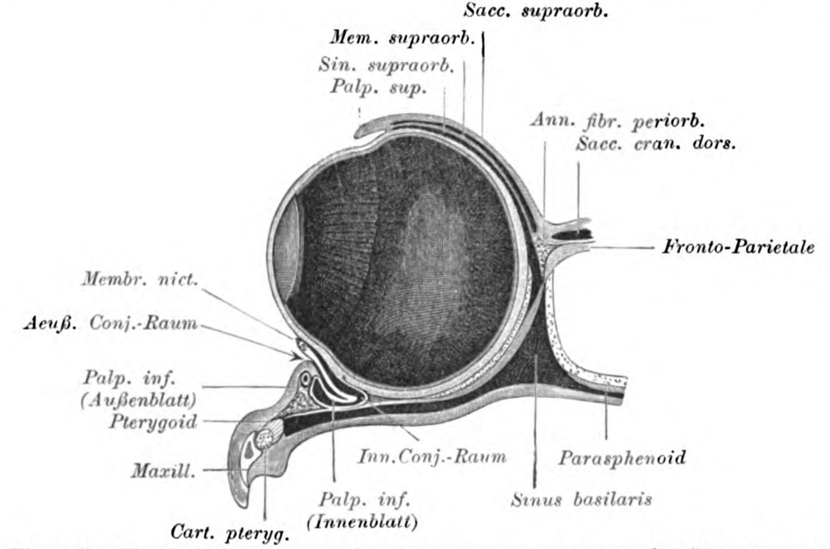


Fig. 650. Vertikalschnitt durch das Auge des Frosches, um das Verhalten der geöffneten Lider zu zeigen. Nach GAUPP.

zeichnen sie daher besser als Hyalinmembran. Hierzu kommt bei den Fröschen ein **Tränenapparat**, bestehend aus der HARDERschen Drüse am medialen und vorderen Winkel der Orbita und dem Tränennasengang (Ductus nasolacrimalis). Die Drüse besteht aus vielen Schläuchen, von denen einige selbständig ausmünden, während die Hauptmasse durch einen Ausführgang im inneren Conjunctivalsack der Nickhaut (**650**) sich öffnet. Ihr Sekret erleichtert wohl das Gleiten der Nickhaut. Der Tränengang beginnt an der tiefsten Stelle des äußeren Conjunctivalraums und führt subcutan nach vorn zur Nase. Bei *Triton* und *Onychodactylus* findet sich als erste Andeutung der HARDERschen Drüse ein bandartiges Organ neben der ganzen Länge des unteren Augenlids, welches mit zahlreichen Oeffnungen die Conjunctiva durchbohrt. Den vorderen Abschnitt desselben sehen wir bei Salamandra stärker entwickelt, und dieser erhält sich allein bei den Anuren. Ein Tränenkanal kommt auch den Urodelen zu und be-

ginnt zweigeteilt am inneren Augenwinkel des unteren Lids. Es bleibt noch festzustellen, ob die bei *Hemidactylium, Plethodon* und anderen Molchen in der Orbita liegenden Drüsen als Teile der HARDERschen Drüse anzusehen sind oder ob sie besondere Bildungen darstellen.

Das rudimentäre, nur ungefähr $^1/_3$ mm im Durchmesser betragende **Auge des Olms**, *Proteus anguineus* (**651**) ohne Cornea und von außen nicht sichtbar, außer bei jungen Tieren, liegt etwa $^1/_4$ mm unter der verdickten Haut und besteht aus einer sehr dicken Retina, deren kleine Stäbchen und Zapfen kaum voneinander unterschieden werden können, einem pigmentierten, zuweilen allerdings auch pigmentfreien Deckepithel, einer fibrillären Sclerochorioidea mit etwas Knorpeleinlagerung und einem schmalen fasrigen Glaskörper. Eine Linse wird frühzeitig angelegt, bildet sich aber wieder zurück. Die dünnen Optici bilden ein unvollständiges Chiasma. Augenmuskeln sind vorhanden. KAMMERER verdanken wir den sehr interessanten Nachweis, daß das Auge sich zu einem großen normalen funktionstüchtigen Organ mit dünner, durchsichtiger Hornhaut, Iris, großer Linse mit Linsenfasern und ohne Hohlraum, deutlich gesonderter Chorioidea und Sclera, großem Glaskörper, Retina mit Stäbchen und Zapfen entwickelt, wenn die Tiere von Jugend an im roten Lichte aufgezogen werden. Im weißen Licht entsteht so viel dunkles Hautpigment, daß das Auge sich nicht vergrößert. Die Rückbildung ist also trotz sehr langer Zeiträume noch nicht erblich geworden. Sie hängt nur ab von dem äußeren Faktor der Dunkelheit, ist aber noch nicht in die nur von inneren Faktoren bedingte Selbstdifferenzierung übergegangen. *Typhlomolge rathbuni* besitzt ein sehr kleines Auge, das demjenigen von *Proteus* ähnelt, aber mehr Pigment enthält. Eine Linse wird nicht mehr angelegt. Dasjenige von *Typhlotriton spelaeus* ist ungefähr dreimal so groß, während der dritte höhlenbewohnende Salamander von Nordamerika, *Spelerpes maculicaudus*, noch keine Rückbildung in der Größe erkennen läßt. Das sehr kleine Auge von *Siphonops* (Cöcilier) befindet sich im Anfange der Rückbildung: die Haut wird vor dem Auge durchsichtig; Iris, Ciliarkörper, eine große aus einem Zellhaufen bestehende Linse, eine Retina mit Stäbchen und wenigen Zapfen, 6 Augenmuskeln sind vorhanden. Hinter dem Auge liegt eine sehr große, verästelt tubulöse, von einem Kompressormuskel umhüllte „Orbitaldrüse“, welche ihr Sekret an dem Tentakel ausfließen läßt, aber doch wohl als eine umgewandelte HARDERsche Drüse anzusehen ist. Mit der Rückbildung des Auges scheint also ein Funktionswechsel sich vollzogen zu haben, indem die Tränendrüse zu einer Giftdrüse wurde. *Ichthyophis* verhält sich ganz ähnlich: die Cornea ist dick im Verhältnis zum Auge, aber viel dünner als die

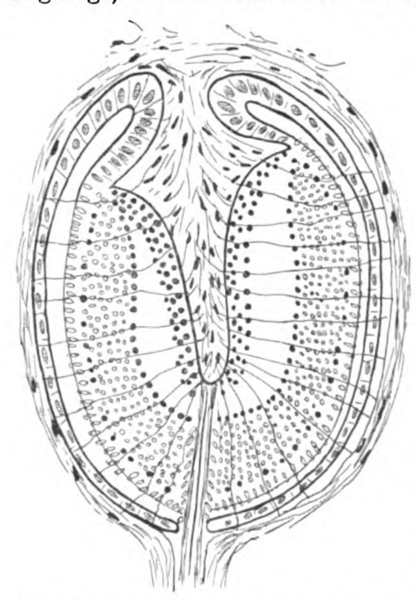


Fig. 651. Auge des *Proteus* nach KOHL.

Haut. Lider fehlen; die Chorioidea ist zart und enthält wenig Pigment; an der Iris ist das vordere Stroma schwach entwickelt und dehnt sich nicht bis zur Pupille aus; die Linse ist groß, kugelrund, und tritt durch die Pupille bis zur Cornea. Ein Ciliarkörper fehlt. In der Retina finden sich nur Stäbchen. Der Opticus teilt sich bei seinem Eintritt in die Netzhaut in drei Aeste. Er ist sehr zart, ohne Chiasma. Der Retractor des Tentakels ist homolog dem Retractor bulbi der Urodelen und wird daher vom Abducens versorgt. Ein Trochlearisnerv ist noch nicht gefunden worden, obwohl ein Obliquus superior, ebenso wie die andern Augenmuskeln, vorhanden ist. Bei *Hypogeophis* fehlt das Pigment der Chorioidea. Die Schichten der Retina sind bei allen diesen Tieren deutlich.

7. Reptilien.

In dieser Klasse tritt uns zum erstenmal ein vollständig an das Landleben angepaßtes Sehorgan entgegen, zu dessen kurzer Charakterisierung wir folgendes hervorheben. Entsprechend der größeren Gefahr, unter Verletzungen oder eindringendem Schmutz zu leiden, sind das obere und das untere Lid als derbe Schutzfalten ausgebildet, die nur selten diesen Charakter verlieren. Dazu kommt als ein drittes selbständiges Lid die Nickhaut. Schlangen, Geckonen und Amphisbänen besitzen statt der Lider eine durchsichtige unbewegliche Schutzhaut

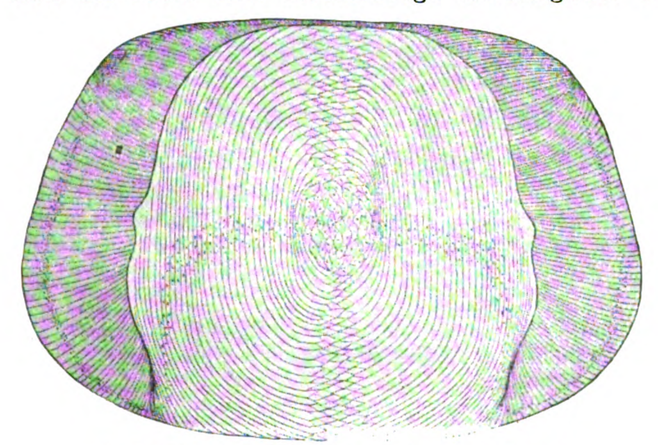


Fig. 652. Linse von *Chamaeleo* nach Rabl.

(„Brille“) vor dem Auge. Die akzessorischen Drüsen differenzieren sich zu einer vorderen Harderschen Drüse (Nickhautdrüse) und einer hinteren Tränendrüse. Neben den 6 gewöhnlichen Augenmuskeln ist ein Retractor bulbi vorhanden. Der Bulbus ist an der Ciliarregion etwas eingeschnürt, indem hier bei Sauriern und Schildkröten ein Knochenring in der Sclera lagert. Alle Reptilien, mit Ausnahme der Schlangen, besitzen in der Sclera des Augengrundes eine Knorpelschale. Die Stäbchen treten, abgesehen von den Krokodilen, an Zahl sehr zurück hinter den Zapfen, und fehlen zuweilen ganz. Eine Area mit Fovea ist nicht selten vorhanden. An der Opticuspapille springt ein schwarzer gliöser „Zapfen“ in den Glaskörper hinein. Der Ciliarmuskel ist quer gestreift. Ciliarfalten sind vorhanden oder fehlen. Die Pupille ist rund oder spaltförmig. Die weiche Linse ändert bei

der Nahakkommodation ihre Form und besitzt einen seitlichen Ringwulst von erhöhtem Epithel. Das Chiasma ist total.

Die **Lage** der Augen ist stets an der Seite des Kopfes, so daß beide unabhängig voneinander arbeiten oder höchstens ein sehr kleines gemeinsames Gesichtsfeld haben. Daher werden sie auch bei Schlangen und Chamäleonen häufig jedes für sich bewegt, oder das eine verhält sich ruhig, während das andere bewegt wird. Im Verhältnis zum Kopfe sind die Reptilienaugen von mittlerer **Größe**. Nur bei den

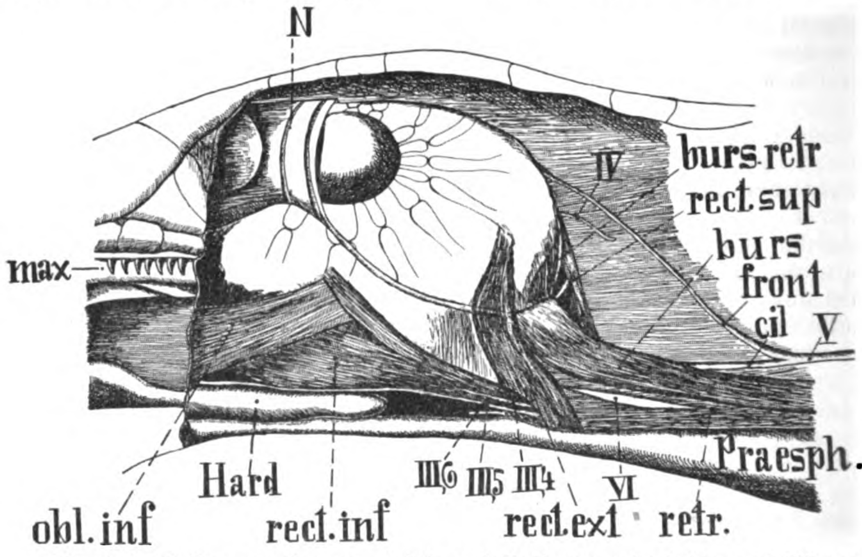


Fig. 653. Bulbus von *Lacerta viridis* nach Entfernung der Orbita nach WEBER, um die Augenmuskeln und die Sehne der Nickhaut (*N*) und den Muskel derselben (*burs*) zu zeigen. *burs. retr* der als Rückzieher des Bulbus dienende Teil des Musculus bursalis, *Hard* HARDERsche Drüse, *max* Maxillare, *Pal* Gaumen, *obl. inf* Obliquus inferior, *rect. inf*, *ext*, *sup* Rectus inferior, externus, superior, *retr* Retractor bulbi, *III 4, 5, 6* Aeste des Oculomotorius zum Rectus ext., Obliquus inf. und zum Rectus int., *IV* Trochlearis, *V* Ramus ophthalmicus trigemini mit dem Ramus frontalis (*front*) und ciliaris (*cil*), *VI* Abducens, *S* Sehne der Nickhaut.

nächtlichen Geckoniden und einigen Baumschlangen erreichen sie ein bedeutenderes Maß. Zahlreiche Arten haben kleine Augen, namentlich solche, welche dicht am Boden leben oder in der Erde wühlen: so die Blindschleiche und der ähnlich lebende *Pygopus lepidopus* unter den Eidechsen, die in der Erde grabende Schlange *Rhinophis trevelyanus*, die am Boden lebende Zwergschlange *Calamaria linnaei*. In vielen andern Fällen läßt sich die Kleinheit des Auges zurzeit nicht in Beziehung zur Lebensweise setzen (*Heloderma, Python, Elaps, Naia, Homalopsinae*). Rudimentär ist das Auge der im Boden grabenden Amphisbänen unter den Eidechsen und der Typhlopiden unter den Schlangen.

Die **Gestalt** des Bulbus ist bei den Schlangen (**655** B) und beim Chamäleon (**656**) annähernd kugelig, während bei den übrigen Ordnungen (**654, 655** A) der Achsendurchmesser etwas kleiner ist als der horizontale und der mit diesem ungefähr übereinstimmende senkrechte Durchmesser. Die Ciliarregion ist etwas eingeschnürt, jedoch mit Ausnahme von *Varanus* bei weitem nicht in dem Maße wie bei den Vögeln.

Die Sclera der Saurier und von *Sphenodon* enthält hinten eine Einlagerung von Hyalinknorpel und vorn einen Kranz von Knochenstückchen, welche bei *Lacerta* (**653**) vorn verbreitert sind und sich

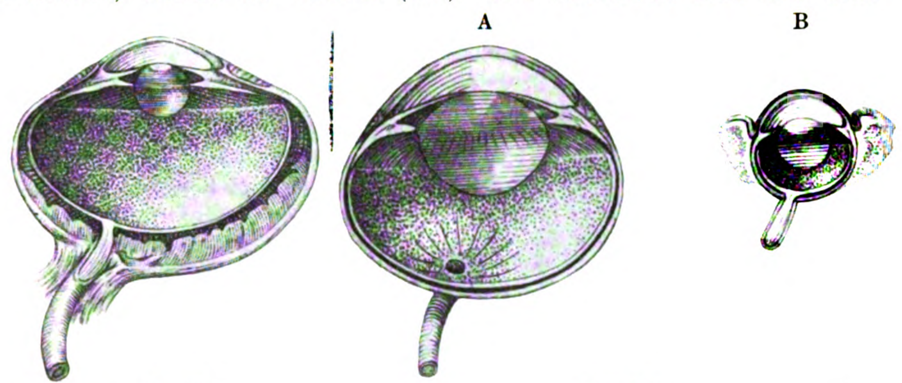


Fig. 654. Fig. 655.

Fig. **654**. Horizontalschnitt durch das Auge von *Chelone midas* nach Sömmerring.

Fig. **655**. Horizontalschnitt **A** durch ein Krokodilauge, **B** durch das Auge von *Coluber aesculapii*, nach Sömmerring.

dachziegelartig überlagern, während sie nach hinten in schmälere Stiele auslaufen, so daß die Lücken zwischen ihnen von Bindegewebe eingenommen werden. Diese Stiele übergreifen noch etwas die Knorpelplatte. Die letztere nimmt bei *Chamaeleo* (**656**) nur den Hintergrund ein, während die Knochenringstücke vorn liegen, so daß der größte Teil der Sclera ohne diese Stützelemente ist. Im Auge der Schildkröten finden wir ebenfalls vorn einen Knochenring aus vierseitigen Platten und hinten den



Fig. **656**. Horizontalschnitt durch das Auge des Chamäleons nach H. Müller. Die Knorpelplatte hinten und die Knochenringe vorn sind angedeutet.

Knorpelbecher. Die Krokodile besitzen nur die Knorpelplatte, welche bis in den stark entwickelten Scleralwulst hineinreicht, aber nicht den Knochenring. Die Sclera der Schlangen ist rein bindegewebig. Unter den fossilen Reptilien waren die Pterosaurier und die Ichthyosaurier mit einem breiten knöchernen Scleralring versehen.

Bei Lacertiliern, Skinken und der Aeskulapnatter soll in der **Chorioidea** ein Tapetum lucidum vorkommen, beim Krokodil eine ähnliche Schicht von Guaninkristallen im Pigmentepithel (Tapetum retinale) an Stelle des Melanins.

Die **Retina** der Reptilien ist dadurch bemerkenswert, daß die Stäbchen an Zahl gegenüber den Zapfen meist sehr zurücktreten und bei *Lacerta*, *Anguis* und Schlangen sogar ganz fehlen. Die Form der Zapfen ist sehr variabel, Doppelzapfen sind nicht selten und meist liegt (abgesehen vom Alligator) zwischen Innen- und Außenglied ein farbiger Fettropfen. Die Geckoniden, Krokodile und *Sphenodon* besitzen zahlreiche Stäbchen und Zapfen. Beim Alligator sind die Stäb-

chen sogar in der Ueberzahl und die Zapfen zerfallen in dicke und in weniger häufige dünne. Eine verdickte Retinaregion (Area) kommt vielen Reptilien zu und ist häufig mit einer Vertiefung (Fovea) versehen, in der die Zapfen besonders zahlreich sind. An der Eintrittsstelle des Opticus findet sich meistens eine schwarze gliöse Wucherung, der „Zapfen" (**656**), welcher viele Gefäße enthält und als Vorläufer des Pecten der Vögel anzusehen ist. Er ist am stärksten bei Sauriern ausgebildet, während die deutschen Schlangen nur ein niedriges Polster besitzen, und der Alligator sogar nur einen schwarzen Fleck auf der Papilla optica aufweist.

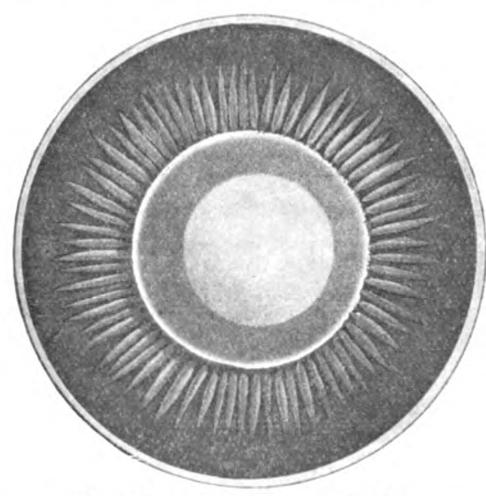


Fig. **657**. Ciliarkörper und Linse von *Emys* nach Hess.

Der **Ciliarkörper** von *Sphenodon*, den Lacerten und der Ringelnatter ist glatt, ohne radiäre Falten, während diese bei Schildkröten (**657**) und Krokodilen gut ausgebildet sind und bei manchen Schlangen die Form von Halbkugeln haben. An der Basis des Ciliarkörpers nach innen vom Knochenring liegt ein deutlicher Ciliarmuskel, der im Gegensatz zu den Amphibien hier zuerst quergestreift auftritt und außer meridionalen auch zirkuläre Fasern enthält. Er fehlt bei Schlangen. Aehnlich wie bei Amphibien (**649** *Mr*) kommt bei Schildkröten und Eidechsen in der Ventralregion des Ciliarkörpers ein Linsenmuskel (Transversalmuskel) vor, der bei Schlangen und dem Alligator vermißt wurde.

Die **Iris** ist bei Schlangen und Krokodilen lang und dünn (**655**), bei Eidechsen (**656**) und Schildkröten (**654**) kürzer und dicker. Durch die Anwesenheit zahlreicher schwarzer, weißer und roter Pigmentzellen ist sie bei vielen Reptilien sehr buntfarbig, goldig, rot, braun und schwarz gefleckt. Bei Cheloniern kann sie in beiden Geschlechtern verschieden gefärbt sein und ist nicht selten auffallend gefärbt, so bei *Chelodina longicollis* und *Malaclemys lesueuri* leuchtend weißgelb, während bei *Chrysemys picta* und *ornata* eine schwarze, oben und unten bunt gesäumte Längsbinde die Iris in der Höhe der Pupille durchzieht. Bei *Alligator mississipensis* ist sie dicht übersät mit schwärzlichen Punkten und erscheint dadurch schmutziggelb. Bei manchen Riesenschlangen ist die obere Hälfte hell, die untere dunkel gefärbt. Alle Muskeln sind quergestreift, sowohl der neben der Pupille liegende, namentlich bei amphibiotischen Arten (*Emys, Tropidonotus*) sehr kräftige Sphincter, wie der zarte, mehr nach außen gelegene radiäre Dilatator.

Die **Pupille** ist rund bei den meisten Sauriern, den Schildkröten und vielen Schlangen. Aus dieser Grundform hat sich bei gewissen indischen Baumschlangen (*Boiga, Dryophis*) ein querovaler Spalt entwickelt, während viele hauptsächlich nachts auf Beute ausgehende oder

in dunklen Regionen sich aufhaltende Reptilien eine senkrechte ovale Oeffnung besitzen, die bei grellem Licht bis auf einen strichförmigen Spalt zusammengezogen werden kann (Krokodile, *Python, Lachesis, Crotalus,* Vipern (I, **210**, S. 233). Bei den Geckoniden sind die Ränder zuweilen wellig gefranst und lassen in dem senkrechten Strich bei völliger Kontraktion kleine runde Löcher frei, so daß die Lichtzufuhr sehr genau reguliert werden kann.

Die **Linse** ist bei den meisten Reptilien vorn flacher gewölbt als hinten und so weich, daß sie ihre Form leicht verändern kann; nur bei Schlangen etwas

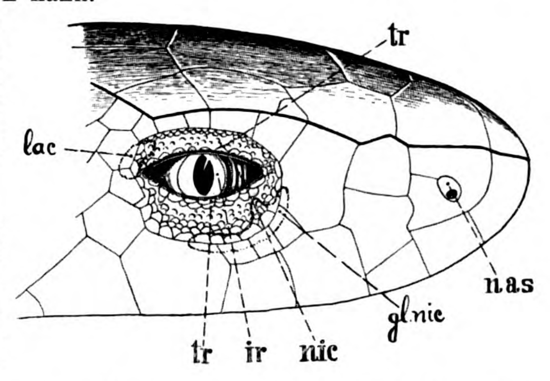


Fig. 658. Rechtes Auge von *Lacerta agilis*, halb geöffnet. $^5/_1$. *gl. nic* HARDER-sche Drüse, *ir* Iris, *lac* Tränendrüse, *nas* Nasenloch, *nic* Nickhaut, *tr* dünne, schwach transparente Partien im oberen und unteren Lid. Orig.

härter und fast kugelig, vorn mit stärkerer Wölbung als hinten. Das vordere Linsenepithel ist dadurch sehr eigenartig, daß es an den Seiten sehr erhöht ist und einen Ringwulst (**656**, **652**) bildet, der nur bei Schlangen fehlt, bei denen zuweilen umgekehrt das Epithel der Vorderfläche verlängert ist. Bezüglich der Akkommodation gehen die Angaben im einzelnen noch recht auseinander, wenn es auch feststeht, daß sie auf einer Veränderung der Linsenform beruht, indem bei der Einstellung auf die Nähe die Vorder- und die Hinterfläche der Linse stärker gewölbt wird als im Ruhezustand. Wir folgen hier HESS, welcher bei elektrischer Reizung des Schildkrötenauges eine Kontraktion des Ciliarkörpers beobachtete (**659**), durch welche die Linse vorn etwas eingeschnürt wird und gleichzeitig mit dem stärker gewölbten Vorderende weiter cornealwärts rückt.

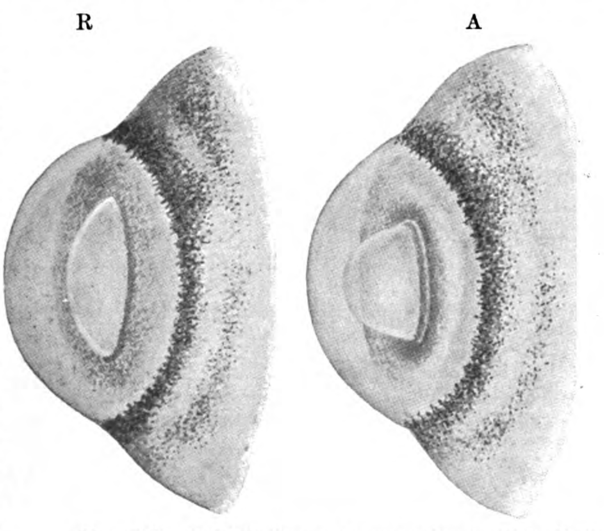


Fig. 659. Schildkrötenauge, uneröffnet, R in Ruhe, A in Akkommodation. Nach HESS.

Auch die Hinterfläche wölbt sich dabei stärker. Die Hauptrolle scheint hierbei der Irissphincter zu spielen. Die bald im Wasser, bald auf dem Lande lebenden Arten (*Emys,* Ringelnatter) besitzen diesen in

besonderer Stärke, weil bei ihnen im Wasser die Brechung der Hornhaut fortfällt. *Lacerta, Gongylus, Agama, Chamaeleo* verhielten sich ebenso; weniger sicher ist dies für den Alligator und für Schlangen. Die **Kreuzung** der Sehnerven ist bei den Reptilien total. Jeder zerfällt in einige Blätter, die sich wie die Finger einer gefalteten Hand zwischen einander schieben. Bei den Schildkröten und Alligatoren ist die Zerteilung und Durchflechtung komplizierter.

Bei den **Blindschlangen**, *Typhlops*, ist das Auge zwar sehr klein, schimmert aber noch durch die dicke Hautschuppe hindurch und ist nur wenig rückgebildet. Die Retina ist wie bei allen Embryonalaugen verhältnismäßig sehr dick, die HARDERsche Drüse außerordentlich groß, so daß sie das ganze Auge von hinten umhüllt. Die Linse ist normal. Bei der Amphisbänide *Rhineura floridana* ist die Rückbildung viel weiter vorgeschritten: Augenmuskeln fehlen, die Linse besteht aus einem Zellhaufen oder fehlt, auch die Iris ist nicht mehr zu erkennen. Dasselbe gilt für die blinde *Amphisbaena punctata*, deren Retina nur die hintere Hälfte des Bulbus auskleidet. Der Scleralknorpel ist noch vorhanden. Die Haut bildet vor dem Auge eine dicke Brille. Die Linse ist klein, zellig, der Glaskörper groß. Augenmuskeln fehlen. Bei einer andern Amphisbänide, *Blanus cinereus*, ist die Rückbildung in anderer Weise vor sich gegangen, indem die große Linse den Augenbecher so vollständig ausfüllt, daß kein Platz für eine vordere und für eine hintere Augenkammer übrig bleibt. Muskeln fehlen. Neben der sehr großen HARDERschen Drüse findet sich eine kleine Tränendrüse.

Lider. Von Lidern finden wir im allgemeinen bei den Reptilien 3: ein kleines, wenig bewegliches oberes Lid und ein viel größeres, bewegliches unteres Lid, welche beide auf ihrer Außenfläche den Charakter der schuppigen Haut haben, während sie auf dem Innenblatt viele Becherzellen führen und daher einer weißlichen Schleimhaut ähneln. Dazu kommt dann eine vom vorderen Augenwinkel entspringende durchsichtige Nickhaut. Nur bei Schlangen, Amphisbänen und Geckonen ändert sich dieses Bild dadurch, daß vor dem Auge eine dünne durchsichtige Haut, die „Brille“, liegt, deren morphologische Deutung noch unsicher ist. Bei der Mehrzahl der Saurier liegen die Verhältnisse wie bei *Lacerta* (**658**): das obere und das untere Lid hängen breit zusammen am nasalen und am temporalen Ende, so daß man von einer Ringfalte sprechen kann, deren verschiedene dorsale und ventrale Ausbildung die beiden Lider hervorruft. Bei *Anguis fragilis* und *Lygosoma fallax* sind beide Lider vollständig voneinander getrennt, indem der Lidspalt jene Verbindung durchschneidet, während bei *Mabuia carinata* diese Sonderung nur am nasalen Winkel eingetreten ist. Umgekehrt hängen bei *Calotes, Physignathus, Stellio* und vielen anderen Agamen beide Lider noch viel breiter zusammen, was zu dem Zustande der Chamäleonen überleitet, bei denen das stark vorspringende Auge bis auf die kleine runde Oeffnung vollständig von der Lidhaut bedeckt wird, welche dieselbe Beschaffenheit wie die Körperhaut hat und in ihrer Basis von Knochenplättchen gestützt wird. Noch in einer andern Hinsicht nehmen die Lider von *Lacerta* eine Mittelstellung ein. Das untere Lid trägt außen am basalen und am freien Rande dicke Schuppen, während diese in der Mitte (**658** *tr*) sehr zart werden, so daß das Lid hier durchscheinend und dünn ist. Eine ebensolche dünne Partie findet sich am oberen Lid. Beim Oeffnen des Auges legen sich diese zarten Regionen in Falten. Bei *Chalcides ocellatus* und einigen andern

Skinken sowie bei der Lacertidengattung *Eremias* ist diese verdünnte Partie so groß geworden, daß sie fast das ganze untere Lid einnimmt und ist dabei so durchsichtig, daß das Tier bei geschlossenen Augen noch sehen kann. Es ist dies wohl ein Mittel, um allzu grelles Licht abzublenden. Bei vielen anderen Eidechsen werden hingegen die beiden Lider so dick und fleischig und sind mit so derben Schuppen besetzt, daß sie das Licht vollständig abschließen. Die Nickhaut ist immer dünn, durchsichtig und trägt neben ihrem freien Rande zwei zarte sichelförmige Wülste (**653** *N*), welche bei manchen Arten durch dunkles Pigment auffallen. Sie dienen wohl zur Versteifung des Randes. Die dem nasalen Augenwinkel zugekehrte ist die größere und bei *Physignathus lesueuri* so breit, daß sie wie ein Lappen der Nickhaut aufliegt. Schneidet man das untere Lid einer *Lacerta* quer durch, so fällt im dünnen distalen Abschnitt eine Knorpelplatte und im dicken proximalen ein venöser Blutsinus und der sich fächerförmig gegen den unteren Rand der Orbita ausbreitende Musculus depressor auf, welcher das untere Lid herabzieht und von jenem Knorpel entspringt. Das obere Lid wird an seiner Basis durch einige kleine Superciliarknochen, die dem dorsalen Rande der Orbita ansitzen, gestützt. Die Aufwärtsbewegung des unteren Lids beim Schließen des Auges soll durch Blutdruck und natürliche Elastizität erfolgen. Auch die Nickhaut von

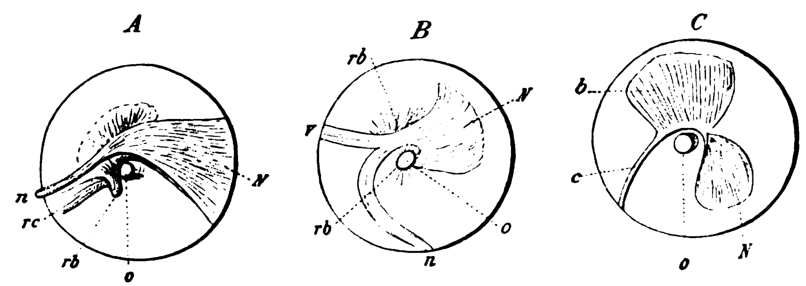


Fig. 660. Muskeln der Nickhaut von **A** *Alligator*, **B** *Chelonia*, **C** *Anas* nach GEGENBAUR. Die mediale Bulbusseite ist nach rechts gewendet. *b* Musc. bursalis, *N* Nickhautmuskel, Musc. pyramidalis, *n* und *c* Endsehnen desselben, *o* Opticus, *rb* Retractor bulbi, *rc* Rectus internus.

Lacerta wird durch eine Knorpelspange gestützt. Ihre Bewegung erfolgt durch einen an der Hinterfläche des Bulbus liegenden Musculus bursalis (**653** *burs*), welcher eine Schlinge bildet, durch welche die vom hinteren und unteren Ende der Nickhaut ausgehende Sehne hindurchtritt, um dann den Augapfel an seiner medialen Seite zu umgreifen und am Frontale der vorderen Orbitalwand zu enden. Der Bursalis ist nach seiner Lage und Funktion ein abgesonderter Teil des Retractor bulbi (*retr*), denn er gibt einen kleinen Ast (*burs. retr*) an den Augapfel ab und wirkt dadurch als Rückzieher des Augapfels. Der Bursalis ist quergestreift und zieht die Nickhaut blitzschnell über das ganze Auge. Beim Nachlassen der Kontraktion gleitet sie infolge ihrer Elastizität wieder zurück. Der eben geschilderte Zustand, daß die Nickhautsehne nicht direkt in einen Muskel übergeht, sondern schleifenförmig von dem Bursalis umgriffen und bewegt wird, muß als ein sekundärer beurteilt werden, da bei Krokodilen und Schildkröten einfachere Verhältnisse vorliegen (**660** A, B). Bei diesen geht nämlich

die Nickhautsehne (*n*) in den Nickhautmuskel (Musculus pyramidalis) über, welcher von der medialen Bulbuswand entspringt und dorsal vom Sehnerv in die Sehne übergeht. Bei Schildkröten setzt er sich mit einer zweiten Sehne (*v*) in das untere Lid fort. Ein Bursalis fehlt hier demnach. Das Verhalten der Saurier läßt sich ableiten von dem der Vögel, welche einen Pyramidalis und einen Bursalis besitzen (**659** C), wenn man annimmt, daß der Pyramidalis vom Bulbus auf die Orbitalwand überwanderte und später verkümmerte, indem gleichzeitig der Bursalis die Bewegung der Nickhaut übernahm. Außer den genannten Muskeln kommen bei allen Reptilien noch die 6 gewöhnlichen Augenmuskeln vor.

Bei Geckonen, bei *Ophiops* unter den Lacertiden, bei *Ablepharus* unter den Skinken, bei *Pygopus lepidopus* unter den Flossenfüßern, bei Amphisbänen und endlich bei allen Schlangen treffen wir die eigentümliche **„Brille“** an, eine durchsichtige Haut, welche wie ein Uhrglas das Auge zudeckt und infolge ihrer Unbeweglichkeit dem Tier einen starren Ausdruck verleiht. Es bedarf noch erneuter Untersuchungen, ob es sich immer um dieselbe morphologische Bildung handelt. Bis jetzt ist auch noch nicht die Möglichkeit geprüft worden, daß die Brille der Reptilien wie diejenige mancher Fische und Amphibienlarven aus einer Spaltung der Cornea hervorgeht. Nach allgemeiner Auffassung soll sie durch Verwachsung durchsichtiger oberer und unterer Lider entstanden sein, wofür wir ja bei *Chalcides* und *Eremias* eine Vorstufe gefunden haben. Der entwicklungsgeschichtliche Beweis dieser Entstehung ist darin zu sehen, daß die Brille als ringförmig vorwachsende Falte angelegt wird, denn eine solche Ringfalte ist die niedrigste Form der Lider. Dies spricht also gegen die GEGENBAURsche Vermutung, daß die Brille aus einer Nickhaut hervorgegangen ist. Andere Tatsachen sprechen aber in noch höherem Maße für sie. Bei einem nicht näher bestimmten großen Gecko finde ich nämlich eine deutliche ringförmige Lidfalte, welche oben und unten schmal, an den beiden Winkeln stärker ausgebildet ist. Auch die Schlangen besitzen eine deutliche Ringfalte, welche den Rand der Brille überdeckt. Da nun eine typische Nickhaut fehlt, so muß die Brille sich aus dieser entwickelt haben. So wird es verständlich, daß die Nickhautdrüse der Schlangen sehr groß ist, während mit der Rückbildung des oberen Augenlids die Tränendrüse vollständig verschwunden ist. Der Nutzen dieser Einrichtung ist wohl darin zu erblicken, daß das Auge stets geschützt und doch gleichzeitig zum Sehen eingerichtet ist.

Bei den Krokodilen erscheint bei seitlicher Betrachtung das obere Lid klein, das untere groß, also wie bei Eidechsen. Das obere Lid setzt sich aber ohne scharfe Grenze in eine Membran fort, welche den ganzen Bulbus von oben bedeckt und nach innen fast bis zur Mitte der Stirn reicht. Der Conjunctivalraum ist außerordentlich tief. Man kann also hier an dem oberen Lid eine dorsale Decke und das eigentliche Lid unterscheiden. Letzteres wird bei *Crocodilus porosus* von einem Superciliarknochen gestützt und besitzt einen besonderen Levatormuskel. In dem unteren Lid dieser Art soll ein Knorpel fehlen. Die sehr große, durchscheinende Nickhaut trägt zwei halbmondförmige Randfalten; sie wird nach Beobachtungen, die ich an einem kleinen *Alligator mississipensis* anstellen konnte, unter Wasser oft vor das Auge gezogen bei geöffnetem unteren Lid. Die Cornea scheint also für die Berührung mit Wasser etwas empfindlich zu sein, worin sich



eine phyletische Reminiszenz an die terrestrische Herkunft ausspricht. Das kleine obere und das große untere Lid der Chelonier weisen keine Besonderheiten auf; die Wasserformen (*Chrysemys, Malaclemys*) ziehen unter Wasser die Nickhaut nicht vor. Bei *Testudo elegans* vermisse ich die zwei Falten auf der Nickhaut.

Von **accessorischen Drüsen** kommen bei Reptilien vor eine HARDERsche (auch wohl Nickhautdrüse genannt) am vorderen inneren Augenwinkel und eine Tränendrüse am hinteren äußeren Augenwinkel. Erstere hat meist einen mehr acinösen, letztere mehr einen tubulösen Bau, doch sind diese Gegensätze nicht immer deutlich. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß die HARDERsche Drüse (**658**) sich an der Vorder- und Unterfläche des Bulbus ausbreitet und an der Nickhaut ausmündet, während die Tränendrüse dorsal gelagert ist und sich an der Innenfläche des oberen Lids im temporalen Winkel öffnet. Bei *Lacerta* ist die HARDERsche Drüse ansehnlich und mündet mit einer Oeffnung an der Innenfläche der Nickhaut zwischen der Knorpelspange und den 2 Falten aus, während die viel kleinere Tränendrüse ihr Sekret durch 6 oder mehr Oeffnungen ergießt. Beim Chamäleon, manchen Crassilinguiern und *Sphenodon* soll die Tränendrüse fehlen. Dasselbe gilt für die Schlangen, deren HARDERsche Drüse so entwickelt ist, daß sie als ein nach hinten zu sich verbreiterndes Band auf der Unterfläche des Bulbus sich bis weit hinter diesen erstreckt und daher früher fälschlich als Tränendrüse gedeutet wurde. Sie mündet nicht in den Conjunctivalsack, sondern in den Tränengang, und da dieser, wie wir früher (S. 322) sahen, mit dem JACOBSONschen Organ in die Mundhöhle sich öffnet (**304** E), so wird diese Drüse zu einer Art Speicheldrüse. Bei den Schildkröten (*Chelone midas*) ist die HARDERsche Drüse klein, die Tränendrüse hingegen so kollossal ausgebildet, daß sie den ganzen oberen Teil der Orbita ausfüllt und fast bis an jene heranreicht. Die Krokodile verhalten sich umgekehrt, denn ihre HARDERsche Drüse ist viel größer als die Tränendrüse. Diese beiden Drüsen haben offenbar hier eine ähnliche Funktion, das Gleiten der Lider zu erleichtern, und daher kann die eine zugunsten der andern an Größe zurücktreten und unter Umständen verschwinden. Dabei dient die HARDERsche Drüse vornehmlich für die Nickhaut, und da diese bei den Krokodilen besonders groß ist, so ist sie hier entsprechend vergrößert. Bei den Schlangen ist sie die einzige, weil die Nickhaut zu der Brille wurde und die Tränendrüse mit der Rückbildung der Lider verschwand.

Der **Tränenkanal**, welcher die Sekrete der geschilderten beiden Drüsen nach außen ableitet, beginnt stets im vorderen Conjunctivalraum, und zwar bei den Sauriern mit zwei kleinen „Tränenröhrchen“, welche häufig so angeordnet sind, daß das obere weitere neben dem oberen Lid, das engere untere neben dem unteren Lid liegt. Schlangen und Krokodile besitzen nur einen „Tränenpunkt“; den Schildkröten fehlt der ganze Kanal. Dieser ist stets ein einfacher Gang, ohne Bildung eines Tränensacks. Auf seinem Verlauf nach vorn durchbohrt er Teile des Schädels. Dieser knöcherne Tränengang wird bei Sauriern vom Praefrontale, Lacrymale und Maxillare umgrenzt, bei den Krokodilen nur vom Lacrymale und bei den Schlangen nur vom Praefrontale. Die Ausmündung erfolgt, wie wir schon früher (S. 320 ff.) sahen, bei den Sauriern in die Choane oder in die Choanenrinne hinein (**304** B, C), während sie bei den Schlangen mit der Ausmündung



des JACOBSONschen Organs zusammenfällt (**304** E), also in beiden Ordnungen noch in den Rachenraum. Erst bei den Krokodilen öffnet sich der Tränengang in die Nase, und zwar unter dem Hinterende der Praeconcha (**304** H).

8. Vögel.

Kurze Charakteristik des Vogelauges. Im Vogelauge erreicht das Sehorgan der Wirbeltiere seine höchste Ausbildung. Es ist komplizierter gebaut und, wenn wir vom Menschen absehen, leistungsfähiger als das der Säuger, obwohl bei diesen die Drüsen und Muskeln mehr entwickelt sind. Der Bulbus weicht erheblich von der Kugelgestalt ab durch eine Einschnürung der Ciliarregion. Ich unterscheide diesbezüglich drei Augenformen. Die Einschnürung ist wenig ausgeprägt bei den Kurzaugen (**661**), stärker bei den Mittelaugen (**662**) und am stärksten bei den Langaugen (**663**) der Eulen und Tagraubvögel, welche dadurch den Charakter eines Teleskopauges annehmen können. Diese drei Sorten von Augen stellen eine allmählich ineinander übergehende phyletische Reihe dar, indem die Sehachse sich mit zunehmender Einschnürung verlängert im Verhältnis zum Horizontaldurchmesser, d. h. zur Breite. Eine Asymmetrie des

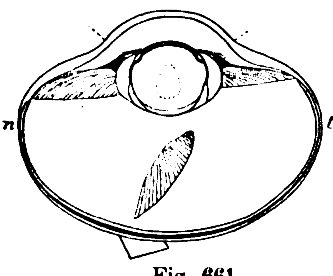


Fig. 661.

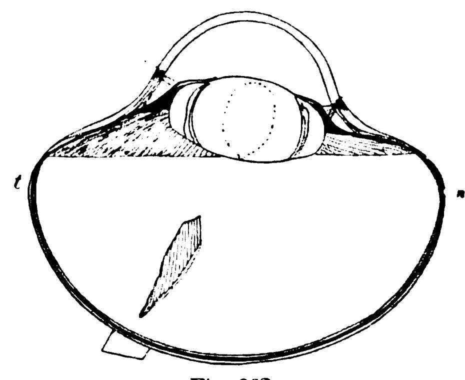


Fig. 662.

Fig. **661**. Horizontalschnitt durch das linke Auge, ventrale Hälfte, von *Corvus corone*, als Beispiel eines Kurzauges. $^2/_1$. Nach FRANZ.

Fig. **662**. Horizontalschnitt durch das linke Auge, ventrale Hälfte, von *Pernis apivorus*, als Beispiel eines Mittelauges. $^2/_1$. Nach FRANZ. *t* temporal, *n* nasal.

Augapfels kommt nicht selten dadurch zustande, daß die Cornea nasalwärts verschoben ist (**664**). Die Sclera wird im Augenhintergrunde durch eine Knorpellamelle, in der Ciliarregion durch einen Knochenring gestützt. Ein ähnlicher Knochenring umgreift die Eintrittsstelle des Sehnerven. Die Retina nimmt von den Kurzaugen zu den Langaugen an relativer Flächenausdehnung ab. Die Zahl der Stäbchen ist bei den Tagraubvögeln sehr groß, während bei den Eulen die Zahl der Zapfen sehr verringert ist. Letztere enthalten zwischen Innen- und Außenglied je eine gefärbte Oelkugel. Das Epithel der Linse bildet seitlich einen hohen Ringwulst (**668**), während die eigentliche Linse in einen Zentralkörper und eine Hüllschicht zerfällt. Sie ist so weich, daß sie bei der Nahakkommodation ihre Gestalt verändert, indem der sehr kräftige Irissphincter sie etwas hinter dem Vorderpole einschnürt und dadurch

dessen Wölbung verstärkt. Dazu kommt eine Hornhautakkommodation, indem die an sich schon stark gewölbte Cornea durch den Zug des

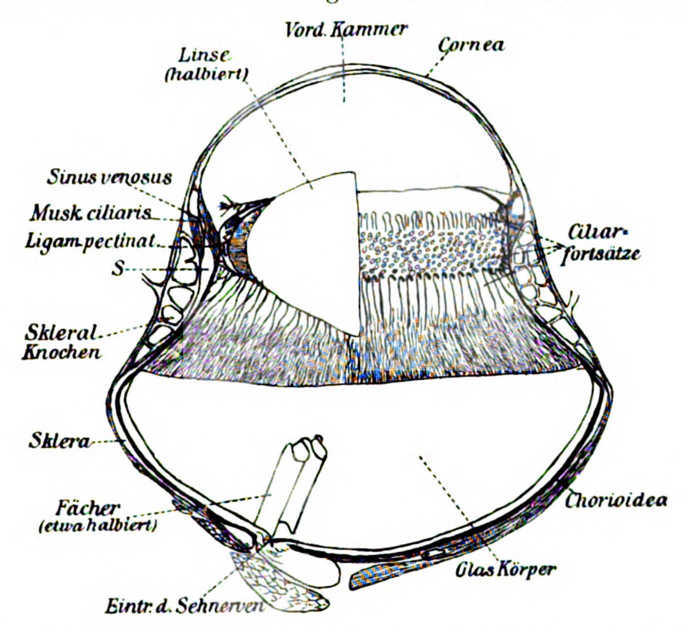


Fig. 663. Vertikalschnitt durch das Langauge von *Athene noctua* nach FRANZ. 4,5 : 1. *S* ein künstlicher Spalt. Links ist die Iris abgerissen und erscheint an der Wurzel zerfasert durch die Fäden des Ligamentum pectinatum.

CRAMPTON-Muskels noch stärker gebogen wird. Die Pupille ist immer rund und lebhaft beweglich. Der stark gefaltete Ciliarkörper (**670**) nimmt von den Kurzaugen bis zu den Langaugen an Breite zu. Die Linse hängt nicht nur an den ZINNschen Fasern, son-

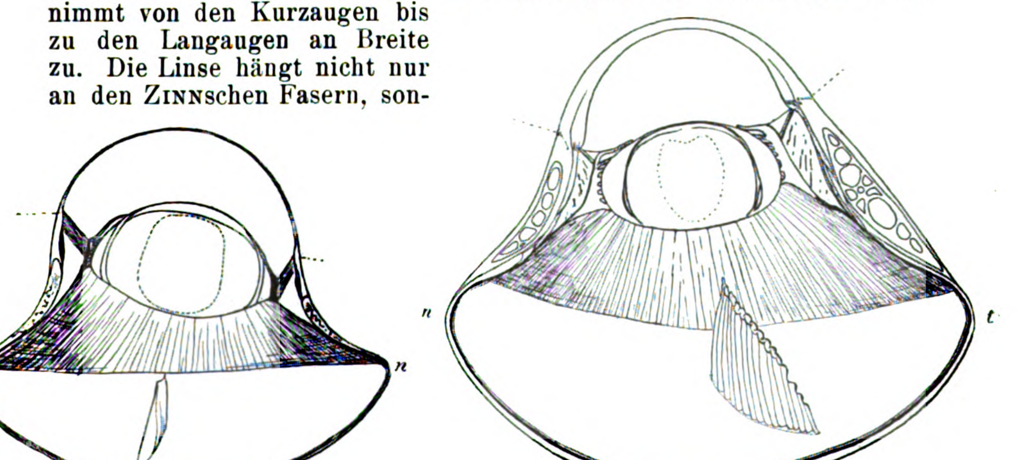


Fig. 664. Fig. 665.

Fig. **664**. Horizontalschnitt durch das linke Auge von *Podargus strigioides*, ventrale Hälfte, als Beispiel eines Langauges. Fig. **665**. Desgl. von *Aquila chrysaëtus*, rechtes Auge. $^2/_1$. Nach FRANZ. *t* temporal, *n* nasal.

dern auch an vielen kleinen Fortsätzen der Ciliarfalten, welche mit ihrer Oberfläche verwachsen. Das Ligamentum pectinatum ist stark entwickelt. Der Ciliarmuskel zerfällt von vorn nach hinten in 3 Portionen (**669**), in den CRAMPTONschen, den MÜLLERschen und den BRÜCKEschen Muskel. Die beiden letzteren unterstützen den Irissphincter bei der Linsenakkommodation. Besonders charakteristisch für das Vogelauge ist eine gliöse Erhebung auf der Opticuspapille, der Pecten, eine wellblechartig gefaltete stark pigmentierte Membran, die infolge ihres sehr großen Blutreichtums wohl in erster Linie zur Ernährung des Auges bestimmt ist. Das kleine obere Lid ist wenig beweglich, während das große untere hauptsächlich das Schließen des Auges bewirkt. Die durchsichtige Nickhaut ist sehr groß und lebhaft beweglich durch den Zug des Musculus pyramidalis. Ein Retractor bulbi fehlt. Die HARDERsche Drüse ist meist groß, die Tränendrüse klein. Der Tränengang öffnet sich in die Nase. Die Augen der Vögel stehen stets auf einer hohen Stufe der Ausbildung; bei keiner Art sind sie rudimentär, da kein Vogel in völliger Dunkelheit lebt und auch die Flugunfähigen noch sehr beweglich sind.

Ausführliche Schilderung des Vogelauges.

Gestalt des Bulbus. Der Augapfel der Vögel weicht in noch viel höherem Maße als der der Reptilien von der Kugelgestalt ab durch eine Einschnürung der Ciliarregion, welche verschieden stark ausgebildet sein kann. Man kann hiernach drei verschiedene Augenformen unterscheiden: Kurz-, Mittel- und Langaugen, welche freilich allmählich ineinander übergehen. Als Ausgangsform sehe ich eine Gestalt an, wie sie bei *Corvus corone* (**661**) angetroffen wird und den Augen vieler Reptilien (**654, 655**) nahe steht. An einem solchen **Kurzauge** ist die Sehachse verhältnismäßig klein im Vergleich mit der Horizontalachse (Breite), und der Index, d. h. das Verhältnis von dieser zu der Sehachse, schwankt zwischen 1,75 und 1,31. Die Cornea ist klein und die Region der Ciliarfalten ist so schmal, daß der Hinterrand der Linse weit über sie hinausragt. Die Konkavität zwischen Cornea und Sclera ist nach vorn gekehrt. Ein solches Kurzauge findet sich, soweit die Abbildungen bei FRANZ und bei SÖMMERRING hierüber ein Urteil gestatten, bei *Gallinula*, Papageien, *Motacilla, Alauda, Cygnus, Ardea, Phoenicopterus, Procellaria, Tringa*, den Schwimmenten und bei *Fuligula* unter den Tauchenten. Es kommt wohl der Mehrzahl der Vögel zu. Bei den **Mittelaugen** (*Pernis*, **662**) ist die Ciliarregion so breit geworden, daß ihr Hinterrand ungefähr mit dem hinteren Linsenpol abschneidet. Sie hat sich also nach hinten zu verlängert und der Index beträgt 1,33 bis 1,15. Die Konkavität ist schräg nach der Seite und vorn gerichtet, da der Scleralring sich etwas aufgerichtet hat. Die Cornea ist dadurch größer und gewölbter als bei den Kurzaugen. Hierhin gehören *Urinator*, die Tauchenten mit Ausnahme von *Fuligula, Gyps, Falco subbuteo, Pavo, Spilornis, Uria, Rissa, Pagophila* und *Struthio* (**668**). Endlich bei den **Langaugen** (**663—665**) hat sich der Scleralring noch mehr aufgerichtet, und die Ciliarregion ist so breit geworden, daß sie die Linse nach hinten weit überragt. Das Auge erscheint daher trichter- oder röhrenförmig verengt vor dem Aequator (Teleskopauge), was eine sehr stark gewölbte, die ganze Vorderfläche des Auges einnehmende Cornea zur Folge hat. Die Sehachse



kommt der Querachse sehr nahe (Index 1,17—1,00). Hierhin gehören die am höchsten entwickelten Vogelaugen, wie sie bei den großen Raubvögeln (*Haliaëtus*, *Aquila* **665**), den Eulen (**663**) und als Konvergenzerscheinung mit letzteren beim Eulenschwalm *Podargus* (**664**), einem nächtlichen, dem Ziegenmelker nahe stehenden australischen Vogel angetroffen werden. Die folgende Uebersicht zeigt, daß die Indexwerte ganz allmählich ineinander übergehen und an den Grenzen der drei Typen sich übergreifen können. Die Längen sind in Millimeter angegeben.

Name	Länge = Sehachse mm	Höhe = Vertikalachse mm	Breite = Horizontalachse mm	Index = Horiz.-Achse / Sehachse mm	Autor	
Alauda arvensis	6	—	10,5	1,75	FRANZ	Kurzaugen
Motacilla alba	5,2	6,6	8,1	1,55	„	
Phoenicopterus roseus	13	17,5	18,2	1,40	„	
Gallinula chloropus	9,3	13	13	1,39	„	
Ardea cinerea	12,2	15,4	16,8	1,37	„	
Fuligula fuligula	9,6	—	12,8	1,34	ISCHREYT	
Anas boschas	11,4	—	14,9	1,31	„	
Spilornis melanotis	25,5	34	34	1,33	FRANZ	Mittelaugen
Pavo cristatus	18,5	23,5	23,5	1,27	„	
Rissa tridactyla	16,3	18,9	20	1,22	„	
Falco subbuteo	14	15,6	17	1,21	„	
Somateria mollissima	13,6	—	16,4	1,21	ISCHREYT	
Clangula clangula	12,4	—	14,8	1,20	„	
Pernis apivorus	23,3	25	27,2	1,16	FRANZ	
Gyps fulvus	23,8	27,4	27,4	1,15	„	
Podargus strigioides	23,4	25,7	27.4	1,17	FRANZ	Langaugen
Bubo bubo	36,5	34,6	40,9	1,12	„	
Aquila chrysaëtus	31	33,5	34,5	1,11	„	
Haliaëtus albicilla	30,6	30,9	30,9	1,009	„	

Die Liste läßt erkennen, daß die Höhe des Auges fast immer kleiner ist als die Breite, zuweilen diese auch erreicht. Dadurch wird das horizontale Gesichtsfeld, welches der Vogel am häufigsten braucht, besonders groß. Jene Reihe von den Kurzaugen zu den Langaugen sehe ich als eine phylogenetische an, denn die Raubvögel und Eulen gehören auch in anderer Hinsicht zu den am höchsten stehenden Vögeln. Indem die Cornea und die Linse sich allmählich Hand in Hand mit der Ciliarregion vergrößerten, drang immer mehr Licht in das Auge, und es steigerte sich die Akkommodationsfähigkeit, denn je breiter der Ciliarkörper ist, um so größer ist der Ciliarmuskel. Ich sehe also in der Steigerung des Akkommodationsvermögens die Ursache jener Reihe. Es ist begreiflich, daß die nächtlichen Eulen und *Podargus* dieselbe Entwicklungsrichtung im verstärkten Maße eingeschlagen haben, wie die nicht direkt mit ihnen verwandten Raubvögel. Sie hatte zur Folge, daß die Retina immer mehr auf den Hintergrund sich beschränkte, das seitliche Gesichtsfeld also eingeengt wurde, aber dieser Nachteil wurde wohl ausgeglichen durch die Beweglichkeit des Kopfes. Bei den Eulen sind die Augenmuskeln sehr schwach und die Augen sitzen fast unbeweglich in den Orbitae. Man kann sie wie bei den Tiefseefischen als Teleskopaugen (**663**) bezeichnen, denn durch die trichterförmige (*Otus*) oder auf der höchsten Stufe (*Bubo*) röhren-

förmige Einschnürung wird an dem Raum gespart, der ursprünglich durch die seitlichen Augenteile beansprucht wird. Sie sind auch, wie jene Fischaugen, stark nach vorn gerichtet, so daß die Gesichtsfelder sich zum großen Teile decken und ein binoculares Sehen zum Abschätzen der Entfernungen ermöglichen. Bei vielen Vögeln (**662**, **664**) ist die Cornea etwas nasalwärts verschoben, wodurch das binoculare Gesichtsfeld vergrößert wird. Zuweilen ist auch nur die Hornhautachse etwas nach vorn gedreht.

Größe der Augen. Die Vögel haben als schnell bewegliche Tiere im allgemeinen sehr große Augen. Am kleinsten im Verhältnis zum ganzen Körper sind die Kurzaugen, am größten die Langaugen. Die Sehorgane haben sich also im Laufe der Stammesgeschichte nicht nur im inneren Bau, sondern auch in der Größe vervollkommnet. Besonders groß sind sie bei den nächtlichen Raubvögeln. Nach TIEDEMANN beträgt das Verhältnis des Gewichts beider Augen zu dem des ganzen Körpers bei der Graugans 1 : 567, beim Pfau 1 : 326, bei der Elster 1 : 72, beim Turmfalken 1 : 35, beim Waldkauz 1 : 32. Die durchsichtige **Cornea** setzt sich fast immer scharf von der pigmentierten Conjunctiva bulbi ab (**661**—**667**, die punktierte Linie bezeichnet die Grenze). Ihre Größe nimmt wohl im allgemeinen von den Kurzaugen zu den Langaugen zu, doch fehlen nach dieser Richtung noch Untersuchungen. Beim Flamingo soll sie trotz des Kurzauges sehr groß sein. Die Faserschicht (**668**) der Hornhaut zerfällt an der Peripherie in eine innere Lage, welche an den CRAMPTON-Muskel anschließt, und in eine äußere, etwas festere, welche sich in die Sclera fortsetzt. Man nimmt an, daß durch den Zug jenes Muskels eine Hornhautakkommodation durch Veränderung der Krümmung derselben bewirkt wird. Bei Eulen und *Podargus* (**663**, **664**) ist die Hornhaut besonders dünn und daher wohl sehr akkommodationsfähig, umgekehrt bei Tagraubvögeln (**665**) und Wasservögeln sehr dick.

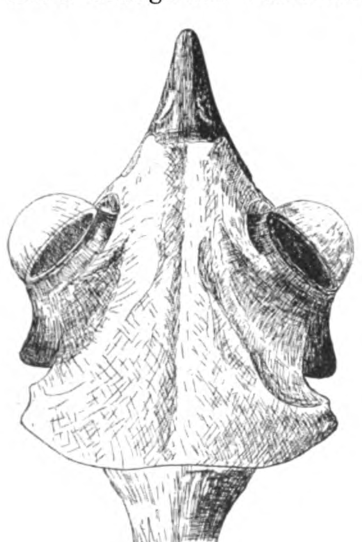


Fig. **666**.

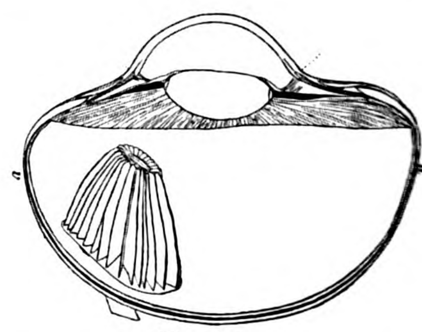


Fig. **667**.

Fig. **666**. Kopf der Waldohreule, *Otus vulgaris*, abgebalgt in der Ansicht von oben. Nat. Gr., nach FRANZ.

Fig. **667**. Vertikalschnitt durch das rechte Auge von *Struthio camelus*, in der temporalen Hälfte. $^2/_1$. Nach FRANZ. *d* dorsal, *v* ventral. Die punktierte Linie bezeichnet die Grenze zwischen Cornea und Conjunctiva.

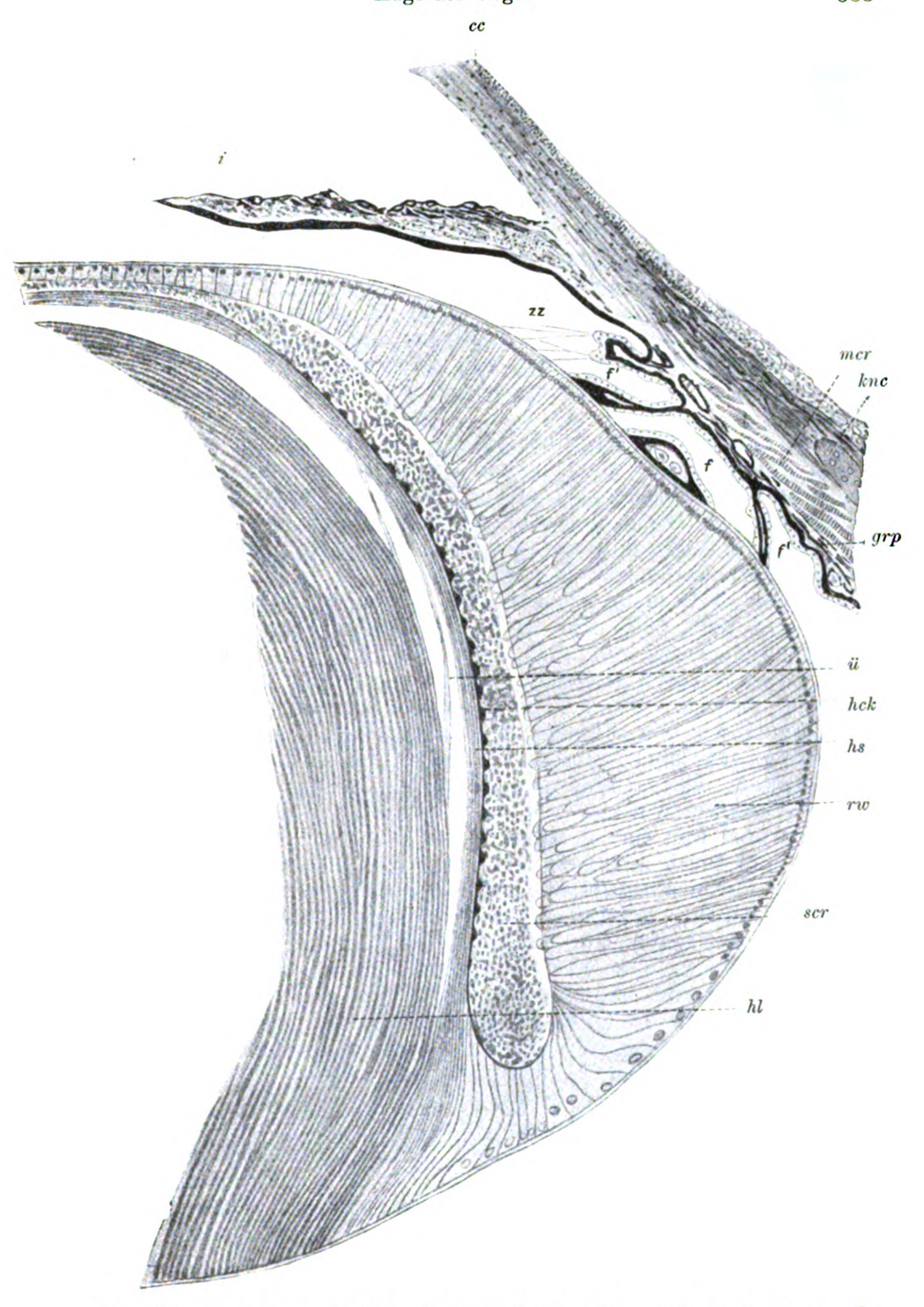


Fig. **668**. Aus einem Meridionalschnitt durch Linse, Iris, Ciliarkörper von *Motacilla*, nach FRANZ, *cc* Conjunctiva corneae, *f*, *f'* Ciliarfalten, *grp* Grundplatte des Ciliarkörpers, *hck* Höcker, *hl* Hauptlinse, *hs* Hüllschale, *i* Iris, *knc* Knochen, *mcr* Musculus Cramptoni, *rw* Ringwulst, *scr* Secret, *ü* Uebergangsfaser, *zz* Zonula Zinnii. Das Ligamensum pectinatum ist nicht sichtbar, weil durch den Druck der Linse Iris und Cornea zusammengedrückt waren.

Die Sclera wird, wie bei den Reptilien, hinten gestützt durch eine dünne, bis in die Ciliarregion hineinreichende hyaline Knorpelschale und vorn durch den knöchernen Scleralring (**668**), welcher aus 10 bis 17 dachziegelartig übereinandergreifenden Schuppen besteht, die bei den Kurzaugen einen flachen, bei den Mittel- und Langaugen einen kegelförmigen oder zylindrischen Ring bilden. Das proximale, dem Augenhintergrund zugekehrte Ende des Ringes ist dünn und überlagert etwas den distalen Rand des Knorpelbechers von außen. Vorn ist der Ring verdickt und endet hier abgerundet etwas hinter der Cornea (**663**). Der CRAMPTONsche Muskel entspringt von ihm. Knorpel und Knochen werden durch Bindegewebe zusammengehalten und überdeckt, und der Knorpel geht direkt aus dem Bindegewebe hervor. Bei großen Augen ist der Knochen von Hohlräumen durchsetzt. Ein meist hufeisenförmiger Knochenring umfaßt auch den Sehnerven bei seinem Eintritt.

Die Chorioidea ist dünn, enthält viele Gefäße neben Bindegewebe und Pigmentzellen. Muskeln und ein Tapetum fehlen.

Die Retina reicht bis etwas über den Aequator hinaus und ist häufig asymmetrisch ausgebildet entsprechend der Asymmetrie des Ciliarkörpers (**665**), d. h. sie ist auf der temporalen Seite etwas schmäler wie auf der nasalen. Nach dem Gesagten ist es klar, daß sie bei den Kurzaugen (**661**) mehr Flächenraum einnimmt als bei den Mittel- und Langaugen (**662**, **665**). Sie ist also merkwürdigerweise bei den höchst entwickelten Augen räumlich am kleinsten. Bei den Tagraubvögeln wird dieser Nachteil vielleicht wieder ausgeglichen durch die sehr große Zahl der Zapfen. Diese sollen nach M. SCHULTZE bei den Eulen an Zahl gegenüber den Stäbchen sehr zurücktreten, ähnlich wie bei Tiefseefischen, was aber von KRAUSE bestritten wird. Doppelzapfen sind nicht selten. Bei Hühnern und Tauben ist der Sehpurpur bis jetzt nicht beobachtet worden, was dafür spricht, daß den wenigen Stäbchen der Tagvögel nur eine geringe Bedeutung beim Sehen zukommt. Alle Zapfen sind durch eine Oelkugel von roter, gelber, blauer, grüner oder sonstiger Farbe ausgezeichnet, welche an der Grenze von Innen- und Außenglied liegt. Bei Eulen kommen außer rötlich-gelben nur schwach gefärbte Kugeln vor, während die Tagvögel hauptsächlich blaue Kugeln besitzen. Die Farben können nur an frischen Augen, nicht an Alkoholmaterial festgestellt werden. Ihre Bedeutung ist noch nicht klar, doch spricht vieles dafür, daß sie als ein Farbenfilter dienen und nur bestimmte Strahlen auf das empfindliche Außenglied gelangen lassen. Das Rotfilter der Eulen mag die Fernsicht bei trüber Atmosphäre begünstigen. v. HESS sieht in den roten Kugeln ein Mittel, um die schädlich wirkenden violetten und ultravioletten Strahlen fern zuhalten. In derselben Netzhaut einer Art können Zentrum und Peripherie Unterschiede in der Zahl, Größe und Farbe dieser Kugeln erkennen lassen, und daher halte ich es für verfrüht, aus ihnen auf eine Farbenblindheit zu schließen. Bei allen Vögeln kommt eine runde verdickte Area centralis mit einer Grube (Fovea) vor, in der die Zapfen besonders zahlreich sind. Nach ihrer Lage dient sie dem monocularen Sehen, bei dem jedes Auge ein Sehfeld erzeugt. Nur beim Haushuhn fehlt die letztere wohl infolge der Domestikation. Die Tagraubvögel besitzen außer dieser runden zentralen Zone des deutlichsten Sehens noch eine runde laterale für das binoculare Sehen, und bei den Eulen ist diese allein vorhanden. Endlich kommt bei vielen am Boden

ihre Nahrung suchenden Vögeln eine streifenförmige Area im horizontalen Meridian vor zu beiden Seiten der runden zentralen und kann daher als eine Weiterentwickelung derselben angesehen werden. Bei Schwalben finden sich sogar alle drei Zonen. Ein Tapetum lucidum fehlt den Vögeln stets, auch den nächtlichen.

Die Linse hat einen recht komplizierten Bau. Ihr Kern besteht aus einer zentralen Fasermasse von bikonvexer, zuweilen auch rundlicheckiger Gestalt, welche das Licht besonders stark bricht und im konservierten Zustand als weiße Masse auffällt. Sie ist in **661—665** punktiert angedeutet. Diese Zentrallinse wird umhüllt von einer dicken Schicht von Hauptfasern, worauf nach außen, wie bei den Reptilien (**652**), das Epithel des Ringwulstes folgt. Zwischen dem letzteren und der eigentlichen Linse breitet sich seitlich ein von Sekret erfüllter Spaltraum aus. Der Ringwulst ist bei *Struthio* (**667**), *Uria*, *Ardea* sehr niedrig, bei vielen kleineren Vögeln (**668**), namentlich wenn sie rasch fliegen können (Schwalben), sehr hoch. Bei den Raubvögeln zeigt er sich von mittlerer Höhe (**665**). Bei Schwalben und andern Vögeln ist der Ringwulst asymmetrisch, was wohl damit zusammenhängt, daß der nasalwärts verschobenen Cornea häufig eine schief gestellte Linse entspricht (**662**, **664**). Die fadenförmigen Zellen des Ringwulstes tragen distal den Kern und sind proximal angeschwollen. Diese erweiterte Basis der Zellen scheidet wohl das Sekret in dem erwähnten Spaltraum aus, wodurch eine gewisse Verschiebbarkeit des weichen Ringwulstes gegen die innere eigentliche Linse ermöglicht wird. Bei der Akkommodation pressen sich die Ciliarfalten in den Ringwulst ein und verändern so durch Druck die Gestalt der Linse.

Die Iris ist meist stark gefärbt, und zwar bei vielen Vögeln nach Alter und Geschlecht verschieden. Am häufigsten sind braune Farbentöne, welche namentlich jungen Tieren und den Weibchen zukommen,

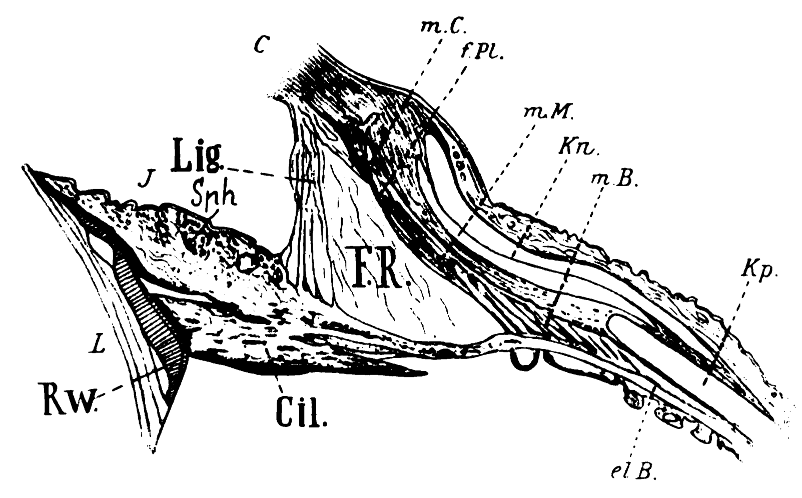


Fig. **669**. Meridionalschnitt durch den vorderen Augenabschnitt von *Mergus merganser* nach Ischreyt, etwas verändert. $^{18}/_1$. *C* Cornea, *Cil.* Ciliarkörper, welcher sich stark von der Augenwand abgehoben hat, *elB.* elastisches Band, *F.R.* Fontanascher Raum, *f.Pl.* fibröse Platte, *I* Iris, *Kn.* Knochen des Scleralringes, *Kp.* Knorpel, *L* Linse, *Lig.* Ligamentum pectinatum, *m.B.* Brückescher Muskel, *m.C.* Cramptonscher Muskel, welcher bei dieser Art sehr kurz ist. *m.M.* Müllerscher Muskel, *Rw.* Ringwulst der Linse, *Sph* Sphincter.

während alte Männchen oft sehr grelle Farben aufweisen, so beim Pirol rot, bei manchen Webern (*Ploceus*) gelb. Weißlich ist die Iris bei manchen Papageien, bläulich bei *Cypselus*, grün beim Cormoran, rot beim Hühnerhabicht und bei *Gallinula chloropus*, schwarz bei *Cacatua*. Die Pupille ist immer rund. Ihre Bewegungen sind sehr lebhaft und hängen nicht nur von den Lichtverhältnissen, sondern auch von inneren Zuständen ab. Die Iris verdünnt sich an der Wurzel und hängt hier durch die radiär nach außen und vorn laufenden Fasern des Ligamentum pectinatum (**669**) mit der Corneoscleralgrenze zusammen. Ihre Hauptmasse wird von dem sehr kräftigen Sphincter eingenommen, während der an der Hinterfläche liegende Dilatator nur schwach ausgebildet ist. Beide Muskeln sind quergestreift. Der von den Fasern des Ligaments durchzogene sog. FONTANAsche Raum (*F.R.*) kann das Wasser der vorderen Augenkammer aufnehmen, wenn die bei der Akkommodation sich vorwölbende Linse einen Druck auf dieses ausübt. Der FONTANAsche Raum reicht so weit nach hinten, daß die Fasern des Ligaments auch den Ciliarkörper an der Bulbuswand befestigen, die hier aus dem Scleralring und den Ciliarmuskeln besteht.

Der Ciliarkörper trägt sehr zahlreiche (100 und mehr) Falten, welche temporalwärts länger und stärker sind als nasalwärts (**662, 665 670**). Sie sind am vitralen Hinterende einfach und niedrig, werden nach vorn zu höher und breiter und bedecken sich mit Höckern, die wie schwarze Knöpfe der Linse angeheftet sind (**669, 670**) und außerdem durch zahlreiche ZINNsche Fasern die Linse gespannt halten. Ich

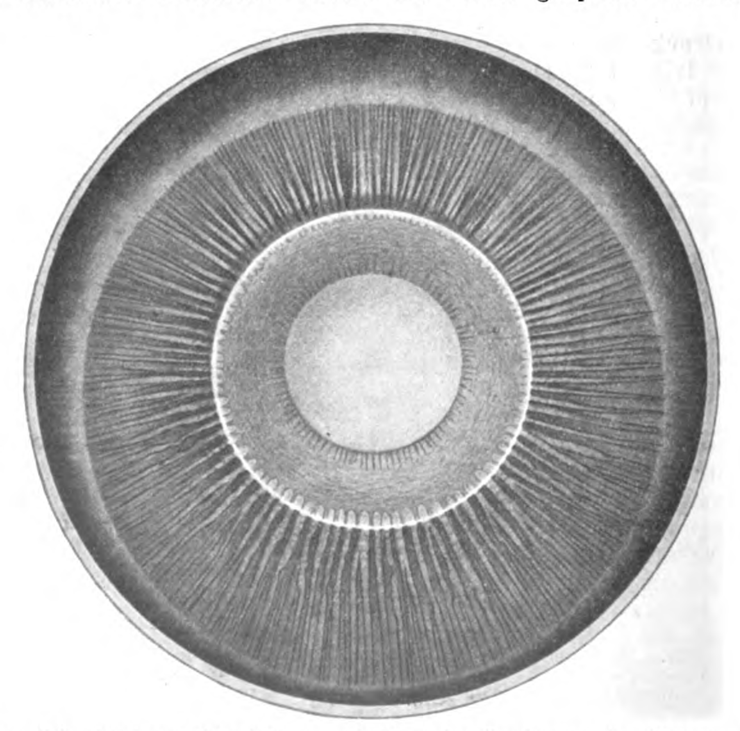


Fig. **670**. Blick auf Ciliarkörper und Linse der Taube von der hinteren Augenkammer aus, nach HESS. Die temporalen Falten stehen nach oben, die nasalen nach unten.

vermute, daß die Asymmetrie des Ciliarkörpers dazu dient, um auf die häufig schief gestellte nasalwärts verschobene Linse einen stärkeren Druck von der temporalen Seite her auszuüben, wenn das Tier beim Sehen nach der Seite akkommodieren will. Bei Hühnervögeln ist zwischen den Ciliarfalten ein schmaler Spalt beobachtet worden, welcher einen Rest der fötalen Augenspalte darstellt und dem Augenwasser die Möglichkeit bietet, bei der Akkommodation nach hinten abzufließen. Auf die verschiedene Ausdehnung der Ciliarfalten bei den Kurz-, Mittel- und Langaugen haben wir schon oben hingewiesen (**661**, **662**, **665**). Der **Ciliarmuskel** zerfällt bei den Vögeln in drei voneinander unabhängige Portionen, welche von vorn nach hinten als CRAMPTONscher, MÜLLERscher und BRÜCKEscher Muskel bezeichnet werden (**669**). Nach FRANZ sollen die beiden letzteren nur einen einheitlichen Muskel bilden. Andere Untersucher (HEINE) halten den Muskel überhaupt für einheitlich. Der CRAMPTONsche Muskel (*m. C*) spannt sich zwischen der bindegewebigen Umhüllung des Scleralringes und der Cornea aus. Er dient zur Akkommodation der Hornhaut, indem diese bei seiner Kontraktion stärker gewölbt wird. Da diese Akkommodation unter Wasser fortfällt, so ist dieser Muskel bei Tauchenten und *Mergus* sehr klein und fehlt bei *Uria*. Andere Forscher (HESS, BEER) leugnen eine Hornhautakkommodation und nehmen an, daß der CRAMPTONsche Muskel in demselben Sinne wirkt wie die beiden andern. Der MÜLLERsche (*m. M*) und der BRÜCKEsche Muskel (*m. B*) unterstützen die Akkommodation für die Nähe dadurch, daß sie bei ihrer Kontraktion den Ciliarkörper nach vorn ziehen und dadurch auch die Linse und die Iris etwas nach vorn bewegen. Gleichzeitig zieht sich der Irissphincter zusammen, schnürt wie bei den Reptilien (**659**) die Linse vorn ein und wölbt ihren vorderen Pol stärker. Diese beiden Muskeln sind bei jenen Tauchern besonders kräftig, da sie zum Sehen in der Luft und unter Wasser einer enormen Akkommodationsbreite bedürfen, die von HESS beim Kormoran auf über 40 Dioptrien geschätzt wird, während sie bei Eulen 3, bei Hühnern und Tauben 9 beträgt. Ein elastisches Ringband (*el. B*) zieht beim Fernsehen, nach Aufhören der Akkommodation, den Ciliarkörper wieder zurück. Die Formveränderung der Linse durch den Irissphincter wird neuerdings von SLONAKER bestritten.

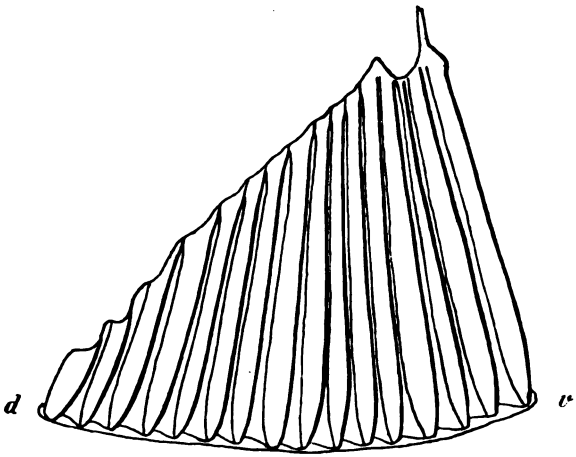


Fig. 671. Seitenansicht des Kamms von *Aquila chrysaëtus* nach FRANZ. $^6/_1$. *d* dorsal, *v* ventral.

Die eigentümlichste Einrichtung des Vogelauges ist der physiologisch immer noch unklare **Kamm** oder Fächer (**Pecten**), welcher sich morphologisch darstellt als eine Weiterentwicklung der gliösen

Erhebung, welche wir bei den Reptilien an der Opticuspapille kennen lernten. Er liegt stets im temporalen und ventralen Quadranten des Auges, da hier der Sehnerv eintritt als eine schwärzliche Membran, deren Oberfläche wie ein Wellblech gefaltet ist. Die Zahl der Falten beträgt meist 12—16. Sie steigt bei den Singvögeln auf 20—30 und wird bei Nachtvögeln geringer (Eulen 5—6, *Caprimulgus* 5, *Podargus* 3). Die Falten sind meistens ventral am längsten (**667**, **671**), dorsal kürzer, um den Lichtstrahlen möglichst wenig in den Weg zu treten. Daher erscheint der Kamm von der Fläche gesehen unregelmäßig dreieckig. An der freien Kante sind die Falten miteinander verwachsen zu der sog. Brücke und sind hier besonders stark pigmentiert. Auch finden sich hier nicht selten ein oder zwei Spitzen (**671**), welche stets gegen die Linse gerichtet sind. Beim Strauß (**667**) ist der Kamm etwas anders gebaut, indem von einer Mittelplatte nach beiden Seiten Querfalten ausgehen. Das Gewebe des Pecten besteht aus Gliazellen, welche ein reticuläres Syncytium bilden, dessen von Flüssigkeit erfüllte Maschen bald sehr weit, bald eng sind. Die Zellen sind erfüllt von dunkelbraunen Kügelchen und umschließen viele wirr angeordnete Fasern, welche innerhalb einer füßchenartigen Protoplasmaverbreiterung mit einer knopfartigen Verdickung an den dicken homogenen Hüllen (**672** *Gh*) der Gefäße enden. Diese sind in großer Zahl vorhanden, so daß der Kamm sehr blutreich ist. An der Oberfläche des Organs ordnen sich die Gliazellen epithelartig an, kehren aber ihre Basen nach außen. An der Brücke bilden die Zellen zipfelförmige Erhebungen, von denen aus Fibrillen in den Glaskörper ausstrahlen. Daher hängt hier der Kamm mit dem Glaskörper fest zusammen, beteiligt sich auch vielleicht an seiner Bildung. Der Kamm ist zum großen Teil ectodermalen Ursprungs. Er entsteht nämlich, indem die beiden Blätter des Augenbechers sich über dem Mesoderm der Augenspalte emporwölben, miteinander verwachsen und aus ihren Zellen die Gliazellen hervorgehen lassen. Nur die Gefäße sind mesodermal. Eigentliches Bindegewebe fehlt dem Kamm. Ueber die Funktion des Pecten läßt sich eine sichere Ansicht zurzeit noch nicht aufstellen. Der große Blutreichtum weist, ähnlich wie beim Chorioidealkörper der Fische, in erster Linie auf eine ernährende Bedeutung hin, indem hier Blut aufgespeichert wird. Auch wurde soeben wahrscheinlich gemacht, daß Glaskörperfibrillen von seinen Gliazellen gebildet werden. Gegen die Auffassung, daß der Kamm den intraocularen Druck reguliert, indem Blut aus ihm herausgepreßt wird, wenn bei der Akkommodation der Druck steigt, spricht die dicke Hülle der Gefäße. Eine Beziehung

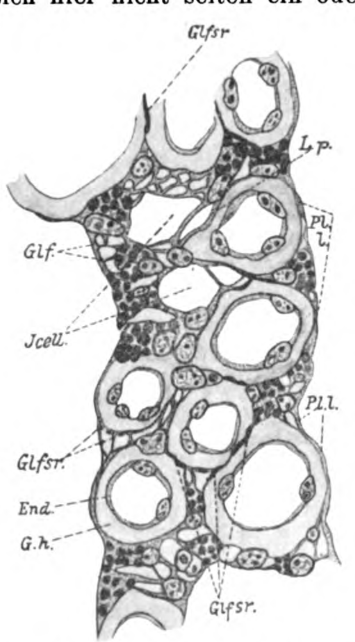


Fig. **672**. Schnitt durch den Pecten von *Falco tinnunculus*, nach v. Husen. *End* Endothel, *Gh* homogene Gefäßhülle, *Glf* Gliafüßchen, *Glfr* Gliafasern, *Icell* Intercellularraum, *L.p* Limitans perivascularis, *Pl.l* Plasmalappen.

zum Sehen drückt sich darin aus, daß der Kamm besonders faltenreich ist bei den monocular sehenden Singvögeln, während er bei den Eulen mit binocularem Gesichtsfeld viel schwächer entwickelt ist. Wahrscheinlich nützt der Kamm dem Auge des Vogels in mehrfacher Hinsicht.

Von **Augenmuskeln** sind die 6 gewöhnlichen vorhanden. Bemerkenswert ist, daß unser *Caprimulgus europaeus* sogar beide Augen nach hinten drehen und einen Gegenstand fixieren kann. Der Uhu soll alle Augenmuskeln besitzen und trotzdem unbewegliche Augen haben. Der Retractor bulbi der Reptilien fehlt, während der aus ihm phyletisch hervorgegangene M. bursalis noch vorhanden ist. Die Muskeln der Nickhaut stellen eine Kombination der bei verschiedenen Reptilien vorkommenden Verhältnisse dar (**660** *C*). Die Nickhautsehne setzt sich, dorsal vom Sehnerven verlaufend, in den M. pyramidalis (*N*) fort und wird durch ihn bewegt. Daneben aber ist auch der uns von den Sauriern (**653**) her bekannte M. bursalis (*b*), welcher hier M. quadratus genannt wird, vorhanden und umgreift schleifenförmig die Sehne. Er verhindert, daß die Sehne einen zu starken Druck auf den Opticus ausübt (vgl. S. 675).

Von den **Lidern** ist das obere, wie bei den Reptilien, klein und fast unbeweglich, während das große untere beim Schließen des Auges heraufgezogen wird. Nur beim Strauß und den Papageien hat das obere Lid wie bei den Säugern die größere Beweglichkeit. Das untere Lid wird gestützt durch eine derbe bindegewebige Platte, die aber nicht knorplig ist. Drüsen fehlen in den Lidern, wohl aber kommen Becherzellen auf der Innenfläche vor. Die Außenfläche der Lider trägt sehr kleine Federn. An den Lidrändern sind nur die Schäfte ohne die Fahnen als Wimpern vorhanden und beim Strauß, bei Raubvögeln, *Buceros* u. a. durch ihre Länge sehr auffallend. Außer einem schwachen glatten Levator des oberen und einem quergestreiften stärkeren Depressor des unteren Lids ist ein Musculus orbicularis vorhanden, welcher aus glatten Fasern besteht und sphincterartig die Lidspalte umgreift. Die durchsichtige Nickhaut bewegt sich, wie be- Reptilien, vom vorderen nasalen Augenwinkel nach hinten und außen, wobei die Sehne des M. pyramidalis vom ventralen Zipfel der Nickhaut ausgeht. Eine knorplige Einlagerung ist nicht vorhanden.

Die Hardersche Drüse ist bei den meisten Vögeln größer als die Tränendrüse, nur bei Hühnern ist es umgekehrt. Jene liegt dem Augapfel an der vorderen oberen Fläche auf und mündet mit einem langen Ausführgang am vorderen Augenwinkel unter der Nickhaut. Sie ist groß bei Sing- und Schwimmvögeln, klein bei Hühnern, hat häufig eine keulenförmige Gestalt und einen acinösen Bau. Die **Tränendrüse** sitzt am hinteren äußeren Augenwinkel zwischen Rectus superior und Rectus externus. Sie hat einen tubulo-acinösen Bau und mündet mit ein oder zwei kurzen Ausführgängen am oberen Augenlid aus. Dicht daneben beginnt der Tränenkanal mit zwei Röhrchen und verläuft ohne sackartige Erweiterung zwischen Tränenbein und Haut zur Nase, in die er sich unter der eigentlichen Muschel öffnet (**312** C).

9. Säuger.

Kurze Charakteristik. Das Auge der Säuger leitet sich ab von dem Sehorgan der Präsaurier (vgl. den Stammbaum S. 199), welche



stegocephalenähnlichen Amphibien nahestanden. Daraus erklären sich manche Verhältnisse, in denen es von den recenten Sauropsiden abweicht und sich den Amphibien nähert: kugelige Form des Bulbus, glatte Beschaffenheit der Irismuskeln und des Ciliarmuskels, das häufige Fehlen einer Akkommodation und die geringe Ausbildung einer Nickhaut, welche keinen eigenen Muskel besitzt. Die Gestalt des Bulbus ist im allgemeinen kugelig (**673**), doch kommen Abweichungen vor durch Verkürzung der Sehachse (**674**), durch Verlängerung derselben (**676**, **678**, **708**), durch starke Abflachung der Cornea (**678**), oder durch andere Momente. Reptilienähnlich ist die Form bei *Echidna* (**679**). Die Cornea ist, von vorn gesehen, meist rund, doch nimmt sie namentlich bei Huftieren (**693**) eine querovale Form an, um das seitliche Gesichtsfeld zu vergrößern. Sie wird sehr oft an der Scleralgrenze von einem dunklen Pigmentring eingefaßt. Ihre Größe im Verhältnis zum Gesamtbulbus ist besonders beträchtlich bei Arten mit nächtlicher Lebensweise. Sie ist bei Landformen meist stark gewölbt (**673**, **677**), da sie als lichtbrechendes Medium wirkt, während sie bei Wassersäugern sich abflacht (**674**, **678**). Das Epithel ihrer Oberfläche ist fast immer ohne Stratum corneum. Die Sclera entbehrt fester Einlagerungen, mit Ausnahme der Monotremen (**679**). Außerordentlich verdickt ist sie bei Walen (**674**, **675**), um den Wasserdruck aushalten zu können. Die Chorioidea besitzt bei Huftieren, Carnivoren und Walen ein Tapetum lucidum, vor dem das Pigment in dem Deckepithel fehlt, damit Lichtstrahlen in der Dämmerung reflektiert werden und die Reizempfindlichkeit erhöhen können. Eine Zone deutlichsten Sehens ist nur bei Mensch (**682**) und Affen als Macula lutea schon makroskopisch sichtbar, läßt sich aber bei den meisten Säugern mikroskopisch an dem Ueberwiegen der Zapfen erkennen. Zapfen fehlen in der Retina mancher Dämmerungstiere, woraus der Schluß gezogen worden ist, daß sie allein oder in erster Linie das Farbensehen vermitteln. Sehpurpur findet sich nur an den Stäbchen. In der Pigmentschicht findet keine oder nur eine höchst unbedeutende Verschiebung des Farbstoffes statt. Der Ciliarkörper trägt zahlreiche Falten (**688**), die glatt oder durch starke Ausbildung von Blutgefäßen wulstig auf ihrer Oberfläche sein können (**689**) und deren Spitze die Linse nicht berühren. Der Ciliarmuskel besteht auf niederer Stufe nur aus glatten Längsfasern, auf höherer daneben aus circulären Fasern, welche bei der Akkommodation des Menschen die Hauptrolle spielen. Bei vielen Säugern ist der Ciliarmuskel so schwach, daß eine Akkommodation zu fehlen scheint oder nur höchst unbedeutend ist. Wo sie wie bei Menschen und Affen vorkommt, erfolgt sie durch Veränderung der Linsenform unter gleichzeitiger Entspannung der Zinnschen Fasern. Diese sind, wie auch die zarteren Fibrillen des Glaskörpers als Fortsätze der Retinastützzellen anzusehen, sind also ectodermalen Ursprungs. Die runde, senkrecht ovale oder querovale Pupille trägt bei Ungulaten und *Hyrax* am dorsalen und ventralen Rande Verdickungen (Irisflocken, **693**), um auch bei stark kontrahierter Pupille noch etwas Licht eintreten zu lassen. Sphincter und Dilatator der Iris sind glatt und besonders entwickelt bei Wassersäugern. Sie sind ectodermalen Ursprungs und gehen hervor aus dem vorderen Blatt der Retina iridis. Das Ligamentum pectinatum läßt meist eine vordere Gruppe von starken und eine hintere von schwächeren Fasern unterscheiden. Die Form der Linse zeigt bei verschiedenen Säugern alle Uebergänge von einer sehr flachen Form

(*Echidna* **679**, Mensch **673**) bis zu der kugeligen der Wassersäuger (**674**, **678**). Auch die Größe der Linse schwankt außerordentlich. Große Linsen kommen besonders bei Dunkeltieren vor. Sie hängt auch etwas von der Körpergröße ab, aber die Linse nimmt nicht immer in demselben Maße an Größe zu wie der Körper. Der Linsenstern ist meist dreistrahlig. Der fertige Glaskörper entbehrt der Blutgefäße, während beim Embryo die Arteria hyaloidea von der Opticuspapille ausstrahlt und durch den Glaskörper hindurch bis zur Linse reicht (**699**). Die Retina wird von zahlreichen Seitenzweigen der Arteria und Vena centralis (**673 A**, **683**) versorgt. Die fötale Augenspalte läßt beim Embryo mesodermale Elemente in den Glaskörper gelangen, schließt sich aber später vollständig. Beide Augenlider sind beweglich und im Innern mit MEIBOMschen Drüsen (**700**) versehen. Das obere größere wird durch einen in der Tiefe der Orbita entspringenden Levator (**705**) emporgezogen. Wo beide Lider am inneren Augenwinkel zusammenstoßen, liegt eine nach ihrer Bedeutung unklare Erhebung der Conjunctiva, die Tränenwarze, Caruncula lacrimalis (**693**, **700**). Die Nickhaut ist rückgebildet, besonders bei Primaten, und ohne Verbindung mit einem Muskel, daher unbeweglich. Die Augendrüsen der Säuger sind reich entwickelt. Es kommen vor am äußeren hinteren Augenwinkel eine Tränendrüse, deren Sekret am inneren Augenwinkel durch zwei Röhrchen in den Ductus nasolacrimalis und so zur Nase geleitet wird, ferner eine Glandula infraorbitalis und bei manchen Nagern statt der Tränendrüse eine Glandula orbitalis externa (**703**); weiter am inneren Augenwinkel eine in der Nickhaut liegende Nickhautdrüse und eine viel größere, frei hervorragende HARDERsche Drüse. Zu den 6 Augenmuskeln kommt bei den meisten Säugern ein zwischen den Recti liegender Retractor bulbi. Der Obliquus superior besitzt die Einrichtung der Trochlea (**705**). Das Auge des Maulwurfs und anderer in der Erde wühlender Säuger kann als eine mehr oder weniger auf embryonaler Stufe stehen gebliebene Hemmungsbildung angesehen werden (**708**).

Genauere Beschreibung des Säugerauges.

Die Gestalt des Bulbus ist bei vielen Arten mehr oder weniger kugelig, während bei anderen in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse die Sehachse verkürzt oder verlängert oder die Sclera stark verdickt oder die Cornea auffallend flach gewölbt ist, wodurch dann eine erhebliche Abweichung von der Kugelgestalt zustande kommt. Fast kugelig ist der Augapfel beim Menschen (beim Erwachsenen Sehachse 23,8, vertikale 23,7, horizontale 24,4 mm) und Anthropoiden. Beim Menschen wird die Abweichung von der Kugelgestalt hauptsächlich bedingt durch die Ringfurche (Sulcus) an der Corneoscleralgrenze (**673**). Beim Orang fehlt auch diese und der Bulbus ist kugelrund. Bei vielen Carnivoren (außer Katzen), *Phoca*-Arten (**678**), Beuteltieren, *Orycteropus*, *Pteropus* u. a. nähert er sich stark der Kugelgestalt. Dabei ist häufig die Horizontalachse etwas größer als die beiden andern, wodurch das seitliche Gesichtsfeld zur Wahrnehmung von Bewegungen vergrößert wird. Bei vielen Huftieren kommt hierzu eine besonders kurze Sehachse. So finde ich für das zweihöckerige Kamel und den Damhirsch die Maße in Millimetern angegeben: Sehachse 29, Horizontal = Vertikalachse 36. Bei Bartenwalen (**674**), Zahnwalen (**675**) und *Manatus*

latirostris wird der Gegensatz zwischen der kürzeren Sehachse und der langen Horizontalachse sehr auffallend, so daß der Bulbus mit der flachen Cornea die Form eines Ellipsoids annimmt. Auch beim Seeelefanten *Macrorhinus leoninus* ist die Sehachse stark verkürzt. Es hängt dies bei diesen Wassersäugern zusammen mit der fast kugeligen,

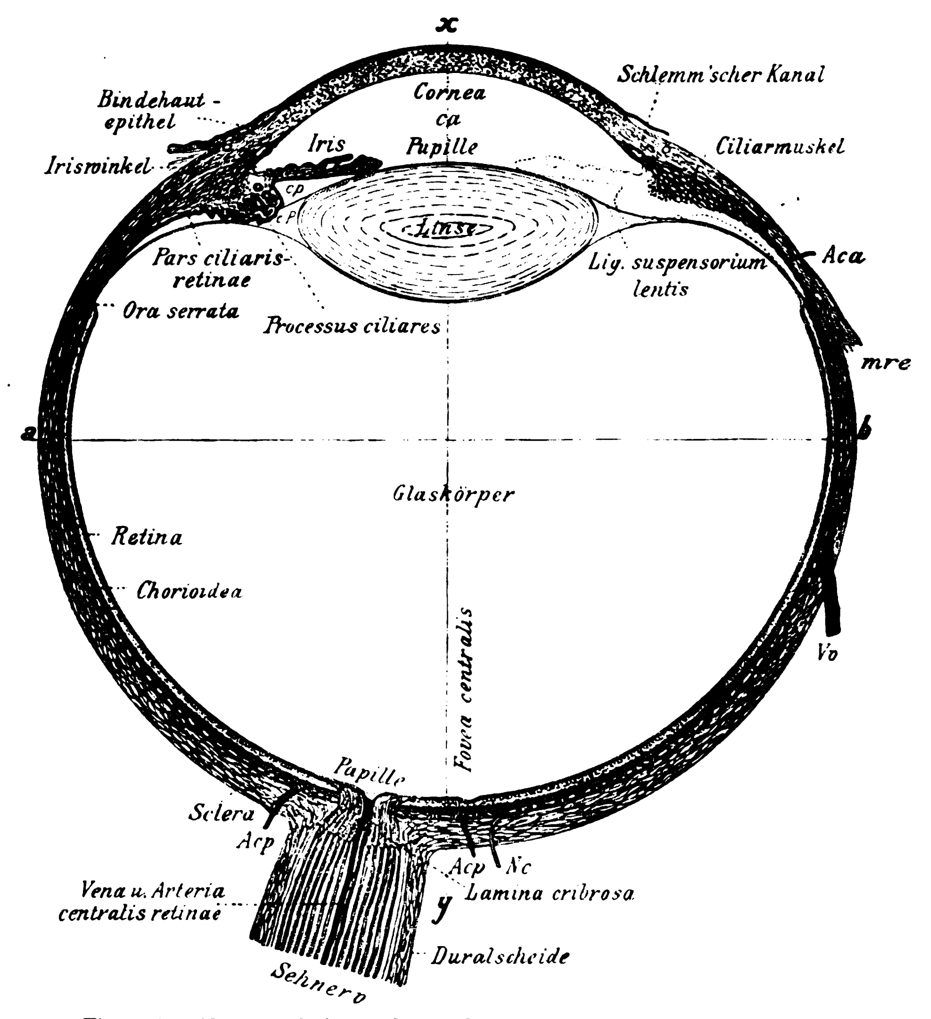


Fig. 673. Horizontalschnitt durch das rechte menschliche Auge (5:1), nach Luciani. *x y* optische Achse, *a b* Aequator, *Aca*, *Acp* Arteria ciliaris anterior, posterior. *Vo* Vena vorticosa, *Nc* einer der Ciliarnerven, *mre* Musc. rectus externus, *ca*, *cp* vordere, hintere Augenkammer, *cP* Canalis Petiti.

fischähnlichen Linse, welche viel Licht sammelt, aber auch dasselbe stark bricht, so daß ein kurzer Abstand der Retina erforderlich ist. Umgekehrt ist die Sehachse sehr verlängert bei *Halicore* (**676**), dessen Linse nur klein ist. Unter Wasser fällt die Hornhautbrechung fort und das Tier wird weitsichtig, d. h. das Bild fällt hinter die ursprüngliche phyletische Lage auf der Netzhaut. Durch Verlängerung des Bulbus

wird hier dieser Veränderung Rechnung getragen. Eine Verlängerung der Sehachse findet sich auch bei Katzen (**677**), Fledermäusen und einigen Halbaffen (*Galago*), aber nie wird bei Säugern ein Teleskopauge beobachtet. Eine leichte Asymmetrie des Bulbus wird bei Katzen (**677**) hervorgerufen durch eine geringe nasade Neigung der Cornea und bei Walen durch eine Vergrößerung der oberen Bulbushälfte in Anpassung an die Blickrichtung nach unten. Von allen übrigen Säugern stark abweichend und ganz reptilienähnlich ist der Bulbus von *Echidna* (**679**), indem der dem Licht zugewandte knorpelfreie Rand der Sclera fast rechtwinklig umbiegt in das hintere Segment.

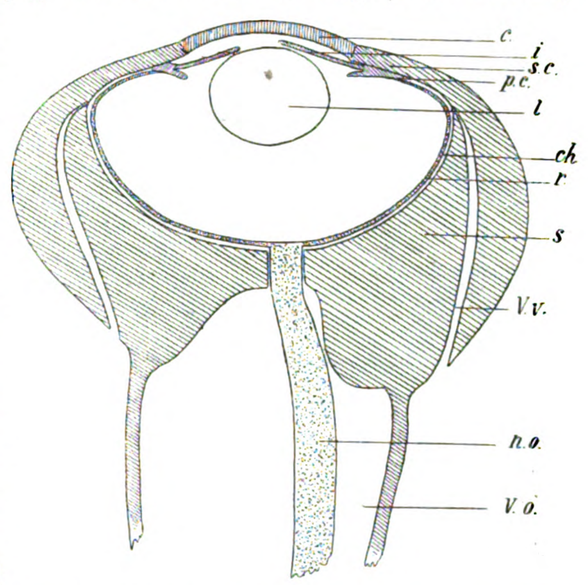


Fig. **674**. Horizontalschnitt durch das Auge von *Balaena mysticetus* nach PÜTTER. $^1/_1$. *c* Cornea, *ch* Chorioidea, *i* Iris, *l* Linse, *n.o* Nervus opticus, *p.c* Proc. ciliares, *r* Retina, *s.c* Sinus circularis, *s* Sclera, *V.o* Opticusscheide, *V.v* Vena vorticosa.

Die Cornea ist von vorn gesehen meist kreisrund (Anthropoiden, Affen, Raubtiere, Tapir). Beim Menschen ist sie in der horizontalen Achse (12 mm) etwas größer als in der vertikalen (11 mm). Bei Huftieren, Walen und *Halicore* nimmt die Hornhaut die Form eines Ovals mit horizontaler Längsachse an entsprechend der Pupille, oder sie ist, wie bei Damhirsch und Schwein, eiförmig mit nasal gelegenem stumpfen Pol. Das Extrem nach dieser Richtung findet sich beim Kamel (**694** b),

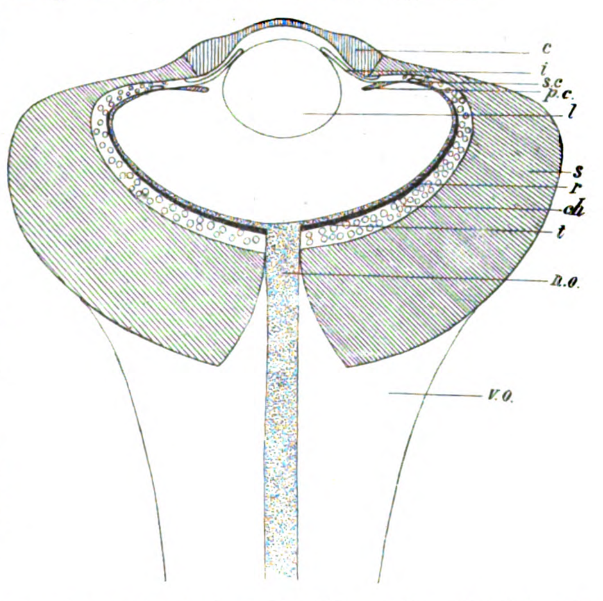


Fig. **675**. Horizontalschnitt durch das Auge von *Delphinapterus leucas* nach PÜTTER. $^1/_1$. *n.o* Opticus, *t* Tapetum lucidum. Sonst wie **674**.

dessen Cornea doppelt so lang wie hoch ist. Eine Furche (Sulcus) am Uebergange der Cornea in die Sclera kann vorhanden sein [Mensch (673), *Halicore* (676), Schwein, Damhirsch, Robben, Delphin] oder sie ist kaum angedeutet [Puma (677), Elefant, Kängeruh] oder sie fehlt ganz (Orang, Schimpanse, Kamel). An dieser Stelle ist das Conjunctivalepithel sehr häufig pigmentiert, so daß die Cornea von einem dunklen Ringe eingefaßt wird (Schimpanse, Hund, Rind, Reh, Kaninchen) und nicht selten erstreckt sich das Pigment auch in die Tiefe, so daß Hornhaut und Sclera auf dem Schnitt durch eine dunkle Linie voneinander getrennt sind (677). Die Größe der Hornhaut im Verhältnis zum Gesamtbulbus unterliegt weiten Schwankungen, ohne daß sich immer ein Grund angeben ließe. Daß sie bei

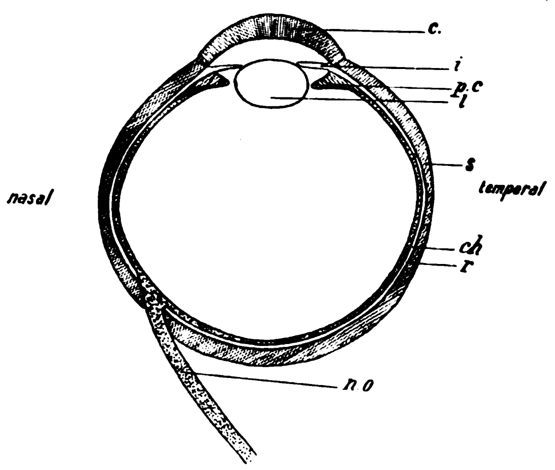


Fig. 676. Horizontalschnitt durch das Auge von *Halicore dugong* (Embryo von 46 cm Länge) nach PÜTTER. $^3/_1$. Bezeichnung wie 674.

Katzen (677) Fledermäusen und einigen Halbaffen (*Galago*) sehr groß ist, kann als Anpassung an die nächtliche Lebensweise gelten. Bei den Huftieren, die ja meist „Augentiere" sind, beträgt die Breite der Hornhaut durchschnittlich $^2/_3$ derjenigen des Augapfels. Der Mensch (673) bei dem dieses Verhältnis gleich $^1/_2$ ist, leitet über zu den

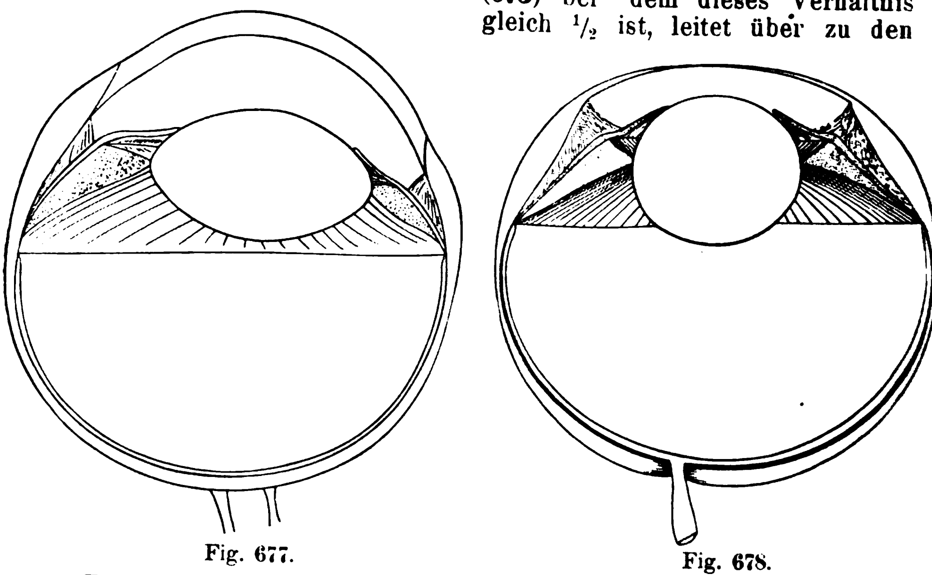


Fig. 677. Horizontalschnitt durch das Auge von *Felis concolor* nach FRANZ. $^2/_1$.
Fig. 678. Horizontalschnitt durch das Auge von *Phoca vitulina* nach FRANZ. $^3/_2$:1.

Arten mit kleiner Hornhaut. Ihre geringe Größe bei den Walen (**675**) und Sirenen (**676**) weist darauf hin, daß das Auge beim Aufsuchen der Nahrung für sie von untergeordneter Bedeutung ist. Die Cornea der Säuger ist meist stark gewölbt, weil sie als lichtbrechendes Medium dient. Bei Mensch und Affen verhält sich ihre Brechkraft zu der der Linse wie 1,6 : 1, ist also stärker als die der Linse, während bei der Katze das Verhältnis 0,8 : 1, also schwächer als die der Linse ist. Da unter Wasser die Hornhautbrechung wegfällt und eine starke Wölbung dem Wasser nur einen überflüssigen Widerstand entgegenstellen würde, so finden wir bei den Wassersäugern, mit Ausnahme von *Macrorhinus*, eine Tendenz zur Abflachung: während sie bei Delphinen (**675**), *Otaria jubata* und *Phoca groenlandica* noch mäßig gewölbt ist, ist sie bei *Phoca vitulina* (**678**) und den Bartenwalen (**674**) ganz flach geworden Die Cornea ist in der Regel am Scheitel etwas dünner als am Rande (Mensch 0,8 : 1,1 mm). Beim Seehund (**678**) und bei *Delphinapterus* (**675**) wird dieser Unterschied sogar sehr auffallend, während umgekehrt bei Embryonen der Sirenen (**676**), der Wale und Robben die Mitte am dicksten ist. Bezüglich der histologischen Struktur verweise ich auf Fig. **680**. Das vielschichtige Epithel ist unverhornt, mit Ausnahme von *Orycteropus, Talpa* und einigen Walen. Die darauf folgende Schicht (Bowmansche Membran) ist keine eigentliche Basalmembran, sondern eine besonders dicht verfilzte Portion der Substantia propria, deren Lamellen sich aus Bündeln von Bindegewebsfibrillen zusammensetzen. Zwischen ihnen liegen eigentümlich verästelte platte Zellen ähnlicher Art, wie wir sie in Fig. **642** vom Frosch abgebildet haben. Die Descemetsche Membran ist ein Abscheidungsprodukt der zarten einschichtigen Endothellage, welche die Hornhaut nach innen begrenzt.

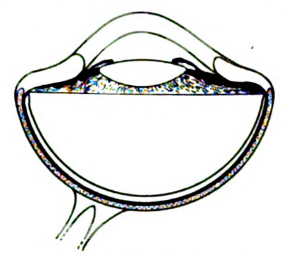


Fig. 679. Horizontalschnitt durch das Auge von *Echidna* nach Franz. $^4/_1$. In der Sclera punktiert die Knorpelplatte.

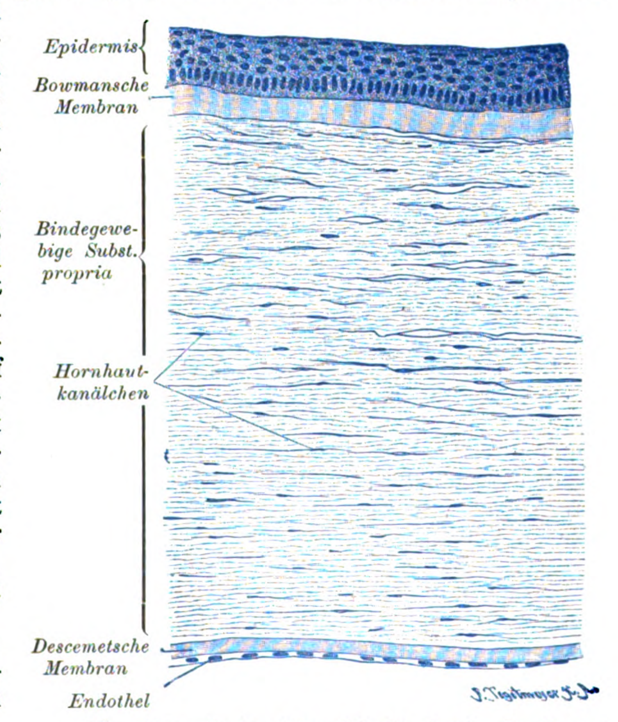


Fig. 680. Senkrechter Schnitt durch die Cornea des Menschen nach Stöhr. $^{260}/_1$.

Die Sclera der Säuger besteht aus dichten Bindegewebsfasern ohne sonstige feste Einlagerungen, mit Ausnahme der Monotremen, welche eine Knorpelplatte im hinteren Bulbussegment besitzen, und zwar bei *Echidna* (**679**) in viel größerer Ausdehnung als bei *Ornithorhynchus.* Weiter unten wird uns die Frage beschäftigen, ob dieser Befund als primitiv oder als sekundär erworben anzusehen ist. Die Sclera der Säuger ist meist in der Gegend des Aequators am dünnsten und nimmt nach vorn, cornealwärts, und ganz besonders nach hinten, opticalwärts, an Dicke zu. Die vordere Verdickung findet ihre Erklärung in der Anheftung der Augenmuskeln und des Ciliarmuskels, die hintere darin, daß der Zug der vier Recti und der manchmal vorhandenen Retraktoren den Bulbus gegen das retrobulbäre, fettige Bindegewebe andrückt. Beim Menschen beträgt die durchschnittliche Dicke der Sclera: ganz vorn 0,6 mm; an der Ora serrata 0,3 mm; am Aequator 0,5 mm; am Opticus 1 mm. Ganz enorm verdickt ist die Sclera der Wale (**674**, **675**), um den Wasserdruck beim raschen Schwimmen aushalten zu können. Umgekehrt ist sie bei manchen Nagern (*Hystrix*) und beim Igel dünner als die Cornea, und der Augapfel verdankt dann seine Festigkeit dem intraocularen Flüssigkeitsdruck.

Die **Chorioidea** (Chorioides) ist, wie immer, die Gefäßschicht, welche das Auge sehr reichlich mit Blut (**681**) versorgt, weil mit jedem Bildeindruck in der Retina Arbeit geleistet wird: die Verhältnisse sind nur vom Menschen näher untersucht worden. Dicht neben dem Opticus treten etwa 20 Arteriae ciliares posteriores breves ein und bilden nach außen von der Retina ein dichtes Geflecht von Kapillaren, eine Lamina choriocapillaris, die viele Zweige (in der Abbildung nicht gezeichnet) in die Netzhaut abgibt und deren äußere Schichten hauptsächlich ernährt. Nach außen folgen derbere Gefäße, und zwar 1) 2 Arteriae ciliares posteriores longae, von denen die eine nasalwärts, die andere temporalwärts verläuft; sie versorgen den Ciliarkörper und die Iris; 2) zahlreiche Venen, die sich zu 4 Venae vorticosae, Wirbelvenen, sammeln und so genannt werden, weil in jedem Quadranten die Venen von allen Seiten ihrem Gefäß zuströmen. Die vorderen Ciliararterien kommen von denjenigen der geraden Augenmuskeln her und verbinden sich am Circulus iridis (*2* in der Abbildung) mit den vorderen Arterien. Die Gefäße der äußeren Chorioidea sind in ein dicht pigmentiertes bindegewebiges Stroma eingebettet. Dadurch erhält die Aderhaut eine schwarzbraune Farbe und vermag das Eindringen von Licht von außen selbst bei solchen Säugern zu verhindern, welche kein Pigment im Deckepithel besitzen. Das gilt für alle solche Arten, welche zwischen den beiden Gefäßschichten ein Tapetum lucidum aufweisen und infolgedessen leuchtende Augen haben, d. h. im Dämmerlicht Strahlen reflektieren. Das Leuchten bedeutet daher keine eigene Lichtproduktion und läßt sich auch am toten Auge feststellen. Das Tapetum fehlt den Augen von Mensch, Affen, Halbaffen mit Ausnahme von *Galago,* Fledermäusen, Nagern, Insectivoren, Edentaten und Monotremen, ist aber sonst weit verbreitet; namentlich bei Huftieren mit Ausnahme der Schweine, Tapire und Rhinozerosse, bei Carnivoren und Cetaceen. Bei Robben und Walen bedeckt es fast den ganzen Augenhintergrund, während es bei Raubtieren sich auf die Mitte desselben, bei Huftieren hauptsächlich auf einen Horizontalstreifen beschränkt. Es verleiht dem Auge

nach Entfernung der Retina einen prachtvollen metallischen Glanz von meist blaugrüner Farbe. Bei *Balaena mysticetus* schillert es gelblich, bei *Delphinapterus leucas* weißlichgelb. *Hyperoodon rostratus* ist dadurch ausgezeichnet, daß das Retinapigment nicht vollständig verschwunden ist, sondern das Tapetum stellenweise als braune Flecke überlagert. Man unterscheidet ein Tapetum cellulosum bei Carni-

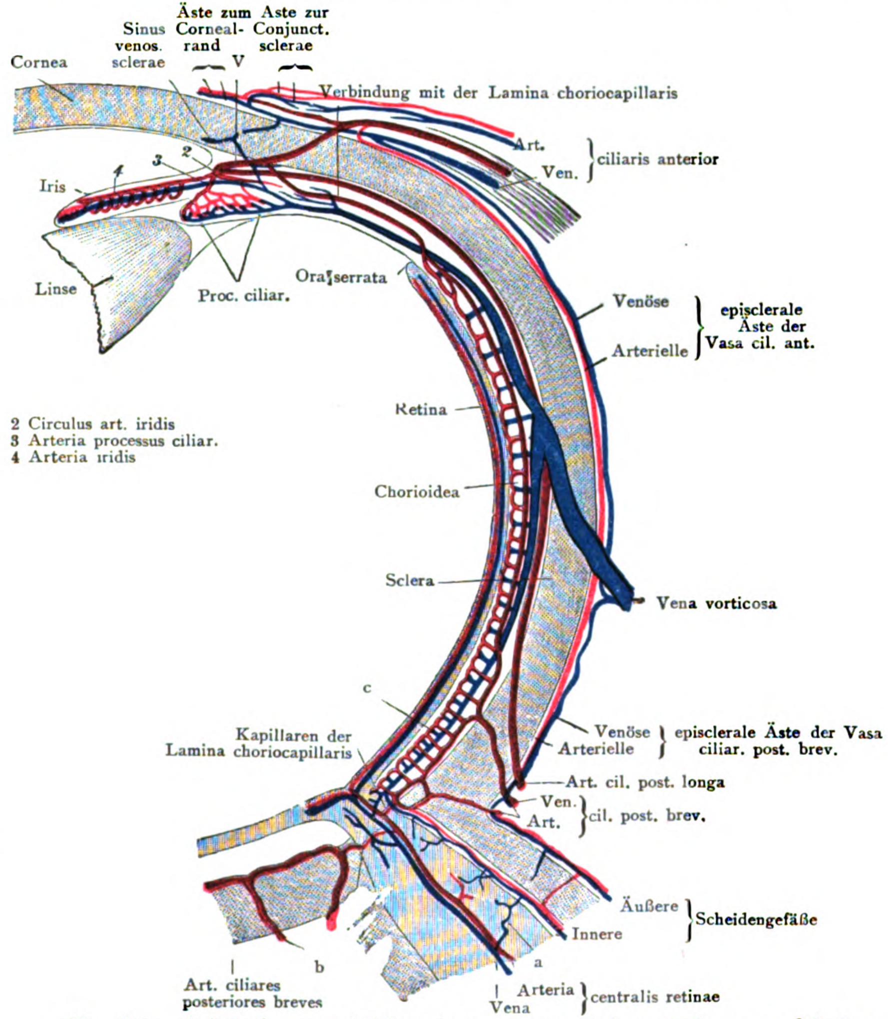


Fig. 681. Gefäße des menschlichen Auges, schematisch, nach Leber und Stöhr. Tunica externa gekörnt, Tunica media weiß, Tunica interna und Opticus gekreuzt gekörnt. *V* Verbindung der Art. cil. ant. mit dem Circulus iridis major.

voren und Mysticeten von dem Tapetum fibrosum der Huftiere und Denticeten. Bei ersteren sind die mit Mikrokristallen erfüllten Bindegewebszellen nach Art eines ein- oder vielschichtigen Epithels angeordnet, während bei letzteren wellenförmige Fasern mit je einem Kern die reflektierende Schicht bilden. Es handelt sich also hier um sehr langgestreckte Zellen. Bei *Halichoërus* werden Uebergänge

zwischen beiden Typen beobachtet. Das Tapetum lucidum wirkt nicht als Spiegel, indem es den Lichtstrahl auf dieselbe Retinastelle zurückwirft, von der er herkommt, sondern es erzeugt eine diffuse Nebenbelichtung, wodurch, wie man annimmt, die Erregbarkeit der Stäbchen gesteigert wird. Die Tiere vermögen dann noch im Dämmerlicht auf Nahrungssuche zu gehen.

Die Chorioidea ist bei Wassersäugern ungewöhnlich blutreich. Bei *Phoca* ist sie — relativ gesprochen — ungefähr 10mal, bei *Delphinapterus* (**675** *ch*) und *Hyperoodon* sogar 30mal so dick wie beim Menschen (**673**). Bei den fliegenden Hunden (*Pteropus*) findet sich eine Eigentümlichkeit, deren Bedeutung bis jetzt noch nicht aufgeklärt ist (**682**). Die Aderhaut setzt sich mit stark pigmentierten, gefäßreichen Kegeln

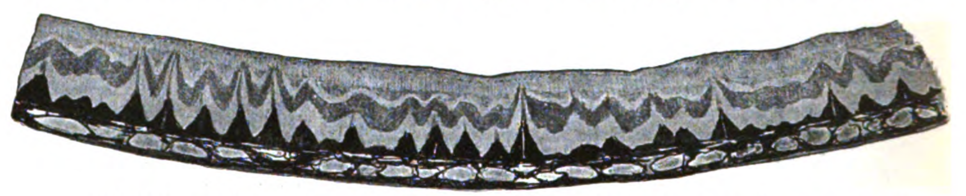


Fig. 682. Radiärer Schnitt durch Chorioidea und Retina von *Pteropus*, nach Kolmer.

in die Retina hinein fort, wodurch diese wellenförmig wird; ihre in verschiedenen Ebenen liegenden, perzipierenden Elemente werden dadurch vermutlich befähigt, Gegenstände in verschiedenen Entfernungen ohne Akkommodation durch die Linse zu sehen, da diese fast kugelig ist und außerdem ein Ciliarmuskel fehlt, so daß eine Verstärkung der Wölbung unmöglich ist. Die Bilder werden dadurch freilich an Schärfe verlieren, da die gereizten Stäbchen keine zusammenhängende Schicht bilden.

Retina. Die Pars optica sieht konserviert grau, im frischen Zustande glasartig durchsichtig und infolge des Sehpurpurs rötlich aus. Wegen der Durchsichtigkeit scheinen ihre Blutgefäße frei über dem Pigmentepithel zu schweben. An dem Uebergang zum Ciliarkörper, an der sog. Linea terminalis, ändert sich plötzlich dieses Aussehen, indem die Pars ciliaris schwarz aussieht, denn durch das innere einschichtige Epithel scheint das Pigmentepithel hindurch. Jene Linea erscheint beim Menschen und einigen Säugern (Elefant **690**, Giraffe, Tapir, Nashorn, Malaienbär) gesägt und wird dann als Ora serrata bezeichnet, bei den Affen und den andern Säugern ist

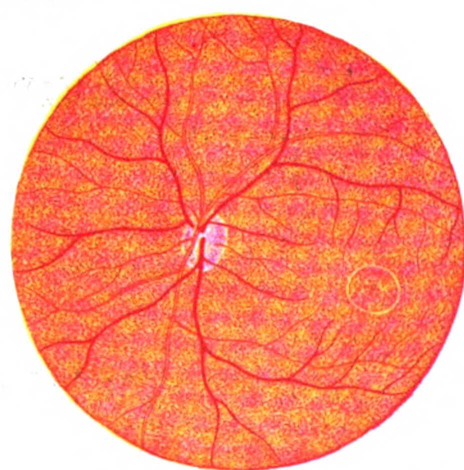


Fig. 683. Ophthalmoskopisches Bild des rechten normalen Augenhintergrundes eines jugendlichen Menschen mit spärlichem Pigment. Rechts auf der temporalen Seite die Macula lutea, links die Opticuspapille mit den Gefäßen. Die Venen erscheinen blasser als die Arterien.

sie eine glatte Linie. Auf dem Augenhintergrund hebt sich die Eintrittsstelle des Opticus als flache weißliche Papille (**673, 683**) deutlich ab, von deren Mitte die Verästelungen der Arteria et Vena centralis retinae ausstrahlen. Diese Art der Blutversorgung ist für die Säuger charakteristisch, während bei den übrigen Wirbeltieren die Netzhaut teils von Ausläufern der Glaskörpergefäße versorgt wird (Fische [**623**], Amphibien, Reptilien) teils Nährstoffe durch Ausschwitzung von den Gefäßen der Aderhaut erhält, welch' letztere Form auch für die Säuger und Vögel gilt, die also über eine doppelte Versorgung verfügen. Bei den letzteren ist der blutreiche Pecten als Ernährungsreservoir des Glaskörpers und der Netzhaut anzusehen. Wie LINDSAY-JOHNSON durch ophthalmoskopische Untersuchung vieler Säuger festgestellt hat, läßt sich bei diesen eine allmähliche Komplikation der Netzhautgefäße feststellen, Sie fehlen noch ganz bei *Echidna* (**683** A), *Dasypus, Hystrix, Pteropus, Rhinoceros* (Anangiotischer Typus), Bei den meisten Beuteltieren (B), Unpaarhufern, Edentaten und Nagern sind sie so klein, daß sie die Opticuspapille nicht überschreiten (Pseudangiotischer Typus). Der

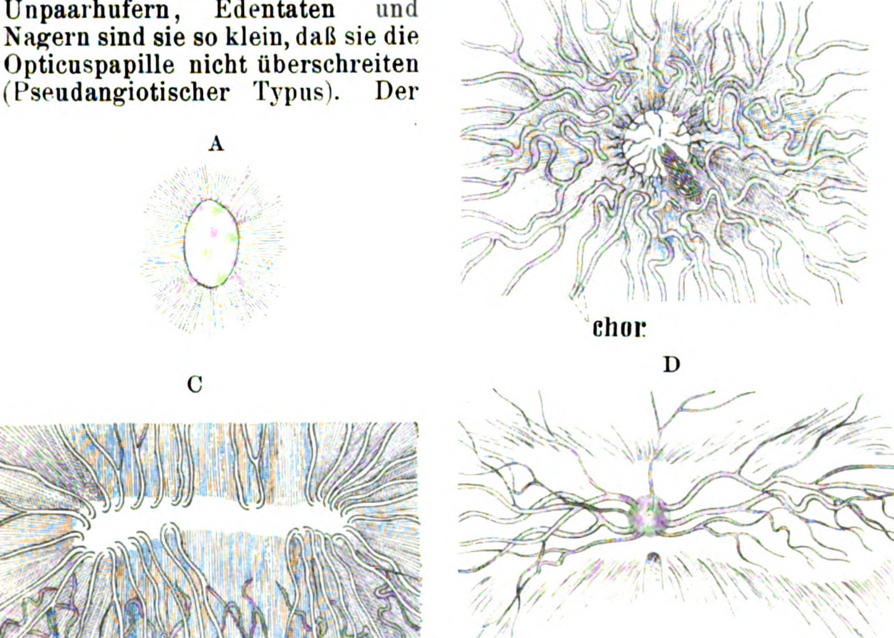


Fig. 684. Opticuspapille verschiedener Säuger nach LINDSAY-JOHNSON, schematisiert. Die ganz zarten Linien sind die ausstrahlenden Nervenfasern. **A** *Echidna*, **B** *Macropus (Hypsiprymnus) rufescens* mit pectenartiger Erhebung. **C** *Sciurus vulgaris*. **D** Kaninchen. Der Streifen zu beiden Seiten der Papille ist die horizontale Area centralis. *chor* Gefäße der Chorioidea.

angiotische Typus der meisten Carnivoren, Eichhörnchen (C), Hasen und Myoxidae ist dadurch gekennzeichnet, daß zahlreiche Gefäße vom Rande der Papille aus über den größten Teil der Netzhaut ausstrahlen, während beim euangiotischen Typus der Hunde, Hyänen, Paarhufer und Primaten starke Gefäße vom Zentrum ausgehen (D). Man kann diese vier Typen als eine phyletische Reihe auffassen, welche unab-

hängig bei den verschiedenen Gruppen durchlaufen wird (Homoiologie); daher kommt es auch vor, daß die Arten derselben Ordnung sich auf zwei oder mehr Typen verteilen. Die Papille hat meist einen runden, seltener einen ovalen (*Echidna*) oder länglichen (*Sciurus*) Umriß. Bei *Macropus* (**684** B), *Dasyprocta, Myopotamus* und einigen Wiederkäuern (**685**) springt ein kleines Gefäßknäul kolben- oder kegelförmig über die Papille vor und stellt wohl ein pectenartiges Blutreservoir der Retina dar, wie wir es schon bei Reptilien (S. 672) antrafen. Da jene Gattungen primitiven Ordnungen angehören, ist anzunehmen, daß die Präsaurier schon eine kleine derartige Bildung besaßen, die sich bei den Sauropsiden stark entfaltete, während sie bei den Säugern infolge der verstärkten Blutversorgung der Retina sich rückbildete und sich nur vereinzelt erhielt. Beim Menschen und manchen Säugern vertieft sich das Zentrum der Papille etwas zu der sog. Excavatio. Bei den Hasen und Kaninchen (**684** D) fällt beiderseits der Papille ein weißlicher Streifen auf, der dadurch entsteht, daß die Opticusfasern hier noch markhaltig sind.

Eine Zone deutlichsten Sehens (Area centralis) ist nur beim Menschen und den Affen temporalwärts von der Eintrittsstelle des Sehnerven als ein runder Fleck schon makroskopisch sichtbar, welcher in der Mitte eine trichterförmige Vertiefung, die Fovea centralis, aufweist. Der Fleck (**683**) wird auch Macula lutea, gelber Fleck, genannt, weil er losgelöst von dem Pigmentepithel goldgelb, zusammen mit diesem orangegelb oder braunrot aussieht, und zwar bei Blauäugigen heller als bei dunkler Iris. Der gelbe Farbstoff hat vielleicht die Bedeutung, die schädlich wirkenden ultravioletten Strahlen abzuhalten. Der Fleck erscheint immer dunkler als der blinde Fleck der Opticuspapille und frei von Blutgefäßen. Die Beschränkung einer solchen Macula auf den Menschen und die Affen beweist, daß ihre Ausbildung zusammenhängt mit dem binocularen, nach vorn gerichteten Gesichtsfeld: sie liegt im Brennpunkt der Linse (**673**) beim Sehen in die Ferne, wird also am häufigsten von den Lichtstrahlen gereizt. Daraus erklärt sich die Vermehrung der Ganglienzellen und das Fehlen der Stäbchen (siehe weiter unten). Eine solche Zone stärkster Beanspruchung mit besonders vielen Zapfen (beim Hund wie bei Mensch und Affen fast nur mit solchen) kommt bei allen Säugern vor mit Ausnahme von Insektivoren und einigen Nagern (*Mus, Sciurus*), läßt sich aber deutlich nur mikroskopisch nachweisen. Sie hat eine runde Form bei den Carnivoren, Robben, beim Schaf und bei der Ziege, während sie bei Hase und Kaninchen (**684** D) als horizontaler Streifen, beim Delphin als vertikaler Streifen auftritt. Pferd, Rind (**686**) und Schwein haben eine streifenförmige Area im Hintergrunde des Auges und eine

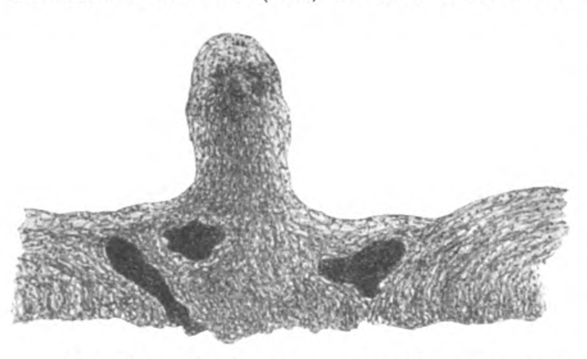


Fig. 685. Papilla optica der Ziege mit vorspringendem Gefäßknäuel, nach Zürn.

rundliche laterale in der Nähe der Ora. Eine Fovea fehlt im allgemeinen, nur bei Katze und russischem Windhund ist sie in schwacher Ausprägung beobachtet worden.

Auf den feineren Bau der Retina kann hier nur kurz eingegangen werden. Ich verweise auf **687**, **688** und füge zur Erläuterung folgendes hinzu. Die ectodermale gliöse, in **688** rot eingetragene Stützsubstanz besteht aus sog. Radiärfasern (MÜLLERschen Zellen), deren Kerne in der inneren Körnerschicht liegen und die mit unendlich vielen zarten Ausläufern alle übrigen Elemente umspinnen. Sie enden innen und außen mit Verbreiterungen, die sich zu der Membrana limitans interna und externa aneinanderlegen. Kleinere verästelte Gliazellen (= konzentrische Stützzellen) breiten sich in der äußeren Körnerschicht und an anderen Stellen aus. Die Zapfenzellen enden innen mit einer kegelförmigen verästelten Verbreiterung, die Stäbchenzellen mit einem Knopfe. Die Kerne der Zapfen liegen überwiegend dicht unter der äußeren Grenzmembran, die der Stäbchen in sehr verschiedener Höhe weiter nach innen. Die dünnen inneren Enden dieser Zellen bilden zusammen die sog. HENLEsche Faserschicht; die bipolaren Ganglienzellen (innere Körnerschicht oder Ganglion retinae) bilden die zweite Zone und umspinnen mit ihren Dendriten teils die Endverdickungen der Stäbchen und Zapfenzellen, teils die Ausläufer der großen multipolaren Ganglienzellen (dritte Zone), deren Neuriten durch die Faserschicht zum Sehnerven und zum Zentralorgan ziehen und die zusammen als Ganglion opticum bezeichnet werden. Die sog. Amakrinen sind multipolare Ganglienzellen ohne Neuriten, deren Ausläufer sich hauptsächlich horizontal ausbreiten. Die Zahl der Ganglienzellen ist sehr viel geringer als die der Bipolaren und diese wieder geringer als die der Stäbchen und Zapfen. Eine Bipolare umspinnt mehrere Stäbchen, eine andere mehrere Zapfen. Einzelne Bipolaren gehören auch nur zu einer Zapfenzelle. Mehrere Bipolaren hängen wieder mit einer Ganglienzelle zusammen. Indem so einer Ganglienzelle die Reize von vielen perzipierenden Elementen zugeführt werden, wird der zentrale Eindruck im Gehirn außerordentlich verstärkt (vgl. Einleitung S. 18). Nach PÜTTER kommen außerhalb der Area auf eine Ganglienzelle an Stäbchen beim Menschen 130, bei *Phoca vitulina* 2300, beim Tiger 2700, bei *Phocaena communis* und *Balaenoptera physalus* 5000, beim sehr tief tauchenden *Hyperoodon rostratus* sogar 7200. Hier liegt offenbar eine Vervollkommnung vor in Anpassung an das Sehen von Bewegungen im Dämmerlicht.

Bezüglich des morphologischen Unterschiedes zwischen den **Stäbchen** und den **Zapfen** der Retina sei hier für alle Wirbeltiere auf folgendes aufmerksam gemacht. Es scheint einige Abteilungen zu geben, welche nur eine Sorte besitzen, so die meisten Tiefseefische, manche Selachier,

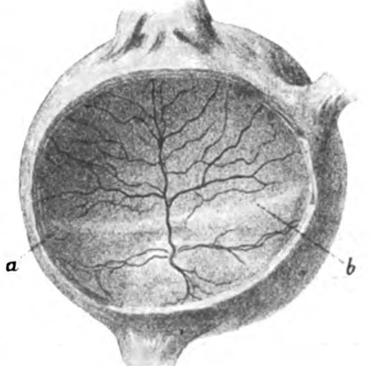


Fig. 686. Rechter Augenhintergrund vom Rind nach ZÜRN. *a* runde, *b* streifenförmige Area.

die Dipnoer und Wassersäuger nur Stäbchen, *Hippocampus*, die Schildkröten, Chamäleonen und Schlangen fast nur Zapfen. Endlich die Cy-

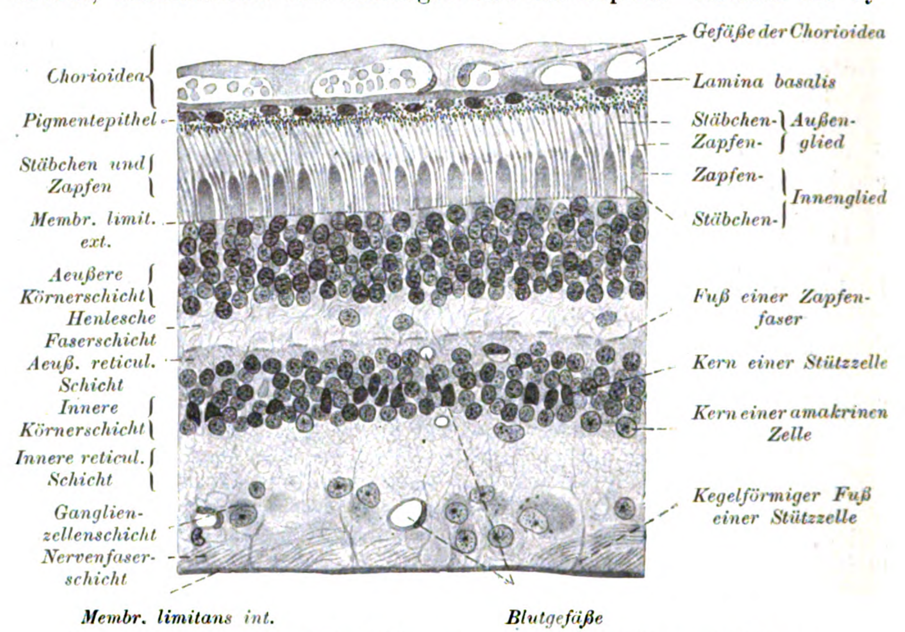


Fig. 687 Schnitt durch die Retina eines Menschen ($^{360}/_{1}$) nach Stöhr.

clostomen besitzen kurze Außenglieder, welche wir als eine indifferente Grundform deuteten, aus denen sich die Stäbchen der Selachier entwickelt haben (**611**). Im allgemeinen sind aber immer

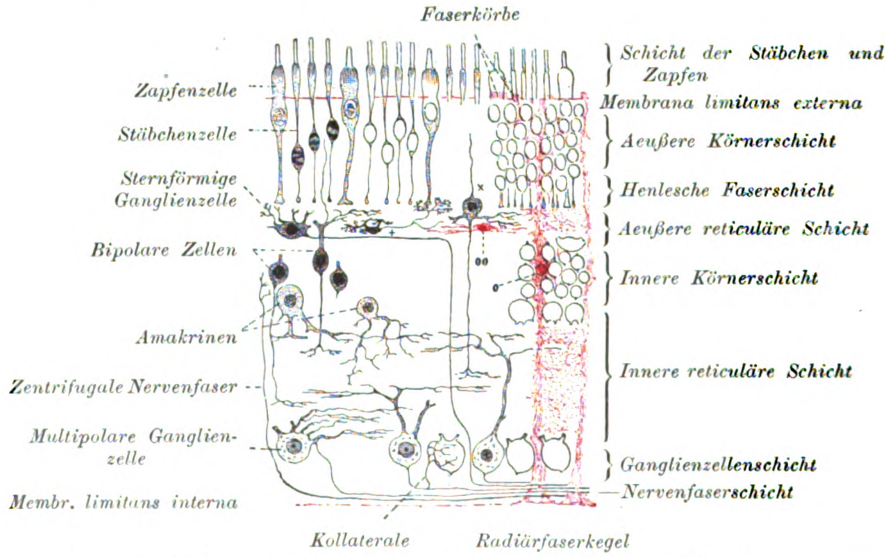


Fig. 688. Schema der menschlichen Retina nach Stöhr. Stützsubstanz (*Glia*) rot. *o* Kern der Stützzelle, *oo* konzentrische Stützzelle, *x* Fortsatz der Bipolaren.

beide Elemente vorhanden und auch in derselben Retina ohne Schwierigkeit zu unterscheiden, wenngleich sie vielfach ineinander übergehen. Die Zapfen des Menschen nehmen z. B. in der Macula lutea und besonders in der Fovea centralis eine lange stäbchenförmige Gestalt an. Stäbchen und Zapfen bestehen aus einem der Pigmentschicht zugekehrten distalen Außenglied und einem proximalen, meist etwas angeschwollenen Innenglied; an dieses schließt sich der Zellkörper mit seinem großen Kern an (**628, 644, 644** A, **687**, **688**). Die Summe dieser Kerne wird als Schicht der äußeren Körner bezeichnet. Die Zapfen sind kürzer als die Stäbchen und ihre Außenglieder sind kegelförmig, während diejenigen der Stäbchen langcylindrisch sind. Die Gegensätze in der Größe sind meist viel ausgesprochener als diejenigen der Form, da die Zapfen nicht selten kurzcylindrisch auslaufen. Wenn, wie bei den Selachiern, diese Größenunterschiede unbedeutend sind,

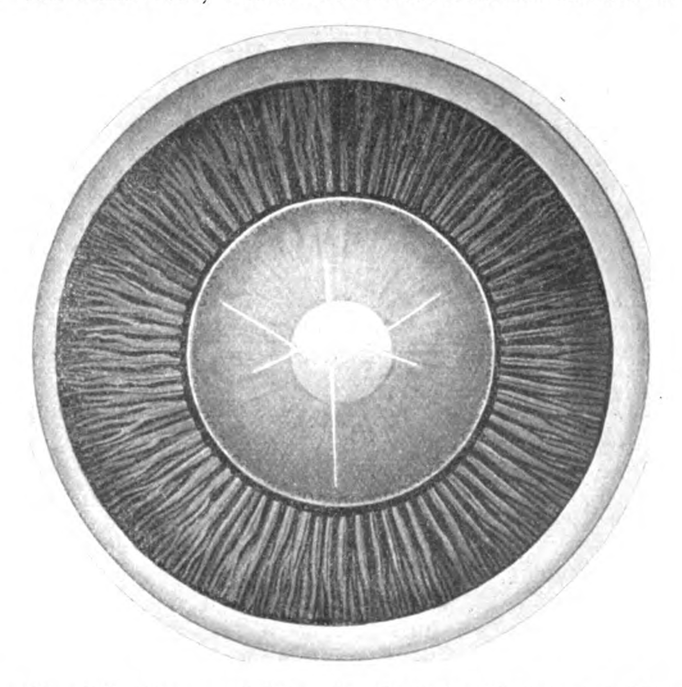


Fig. **689**. Ciliarkörper und Linse der Fischotter (*Lutra*), von hinten gesehen. Nach Hess.

hält es oft schwer, beide Elemente zu trennen. Das Innenglied ist bei beiden verbreitert, bei den Zapfen meist viel mehr als bei den Stäbchen, und wird wegen seiner Form als Ellipsoid bezeichnet. Es zieht sich bei den Stäbchen der Fische (**628**), Amphibien und mancher Sauropsiden gegen die Limitans externa zu häufig fadenförmig aus, so daß zwei Abschnitte an dem Innengliede vorliegen. Die Zapfen zeigen einen solchen verschmälerten Basalteil ebenfalls nicht selten (**628** bei *f*, **644** A). Man nennt diese Abschnitte der Zapfen (event. auch der Stäbchen) Myoide, wegen ihrer für Fische und Amphibien im Lichte nachgewiesenen Kontraktilität, die bei jenen 90 Proz., bei diesen 50 Proz. der Gesamtlänge betragen kann. Bei Amnioten

fehlt eine Verkürzung der Zapfen, abgesehen von den Eulen, fast ganz. Durch diese Kontraktionen werden die Außenglieder der Zapfen der Bildebene im Niveau der Limitans externa genähert und rücken aus dem Pigment heraus, so daß das Licht intensiv auf sie einwirken kann. So kommt durch die zur optischen Isolation dienende Pigmentwanderung und durch die Kontraktilität der Zapfen die Hell-Adaptation der Anamnier zustande. Umgekehrt zieht sich das Pigment im Dämmerlichte ganz zurück und die Zapfen strecken sich, und während sie selbst durch geringe Lichtmengen nicht gereizt werden, reflektieren sie sie auf die Stäbchen und verstärken deren Erregung. Kommt hierzu nun noch reflektierendes Guanin im Deckepithel, also ein Tapetum lucidum, so sind alle Möglichkeiten einer Dunkel-Anpassung ausgenutzt. Pigmentwanderung und Zapfenkontraktilität arbeiten demnach Hand in Hand und finden sich daher bei denselben Gruppen der Fische und Amphibien, während beide Erscheinungen bei den Amnioten fast ganz oder ganz fehlen. Bei diesen scheint die Dunkel-Anpassung nur auf dem als Sensibilisator wirkenden Sehpurpur zu beruhen, der im Dunkeln von den Stäbchenzellen reichlich gebildet und aufgespeichert, aber im Lichte gebleicht wird. Der Sehpurpur kommt aber auch schon den Anamniern zu, und man gewinnt hieraus den Eindruck, daß die niederen Wirbeltiere für geringe Lichtmengen im allgemeinen besser eingerichtet sind, als die höheren, weil sie mehr als diese im Wasser und auf dem Lande an dunklen Plätzen leben. Bei Fischen mit Stäbchen und Zapfen und ebenso bei dem viel im Wasser liegenden Alligator tritt im Lichte vielfach nicht nur eine Kontraktion der Zapfen, sondern gleichzeitig eine Streckung der Stäbchen ein, wodurch beide Elemente möglichst voneinander rücken. Sie sehen dann wohl in erster Linie mit den Zapfen. Die Selachier, welche nur Stäbchen haben, zeigen sie immer von gleicher Länge und begnügen sich mit einer retinaden Pigmentwanderung im Lichte. *Lepidosiren paradoxa*, welche ebenfalls nur Stäbchen besitzt, streckt sie in der Dämmerung aus, um die geringen Lichtmengen möglichst auszunutzen.

In dem Ellipsoid finden sich bei Ganoiden, vielen Amphibien und Reptilien und bei allen Vögeln Fettropfen, die oft stark gefärbt sind, wie früher schon hervorgehoben wurde. In den Stäbchen und Zapfen (**644** A) sind vielfach Spiralbänder und Fäden gesehen worden, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, über ihren Bau oder ihre Funktion (stützend oder leitend) zu einer einheitlichen Auffassung zu kommen.

Die Zellen der beiden Sorten weichen vielfach darin voneinander ab, daß die Kerne der Zapfen in nächster Nähe der Limitans externa liegen, bei Fischen sogar nicht selten nach außen von ihr, während diejenigen der Stäbchen weiter nach innen und in sehr verschiedener Höhe gelagert sind (**644, 688**). Beim Alligator aber ist die Lage beider Kernsorten gerade umgekehrt. Der Zellkörper nimmt proximal vom Kern die Form eines Neuriten an, ist also als eine primäre Sinneszelle anzusehen, deren Ende von den Dendriten eines andern Neurons umgriffen wird. Bei Knochenfischen (**628**) und Säugern (**688**) pflegt dieses Ende bei den Stäbchen knopfartig, bei den Zapfen unregelmäßig verbreitert zu sein. Aber auch hier fehlen scharfe Gegensätze: der Alligator hat z. B. Stäbchen und Zapfen, aber alle basal mit kurzen Ausläufern.

Ueber den p h y s i o l o g i s c h e n U n t e r s c h i e d der Stäbchen und Zapfen gehen die Anschauungen noch weit auseinander. Am

verbreitetsten ist die Auffassung, daß die Zapfen ganz oder überwiegend zum Erkennen der Farben, die Stäbchen zum Wahrnehmen von Hell und Dunkel, Formen und Bewegungen (Duplizitätstheorie von MAX SCHULTZE 1866) dienen. Hierfür spricht das Fehlen der Zapfen bei manchen Dämmerungstieren (Fledermäusen, Igel, Maulwurf, Maus, Meerschweinchen, Kaninchen, *Orycteropus*, Wassersäugern). Daß der total farbenblinde Mensch trotzdem Zapfen besitzt, spricht nicht gegen diese Auffassung, denn diese Anomalie kann cerebralen Ursprungs sein. Es müßte möglich sein, durch Dressurversuche, wie sie v. FRISCH an Bienen angestellt hat, diese Frage ihrer Lösung näher zu bringen, obwohl es natürlich denkbar ist, daß bei gewissen Arten ohne Zapfen eine farbenrezipierende Sorte von Stäbchen vorkommt. SIVEN nimmt sogar für den Menschen an, daß die Stäbchen die kurzwelligen Farben (blau, violett) empfinden. Für jene Auffassung spricht weiter der Umstand, daß sich beim Menschen in der Macula lutea meist nur Zapfen vorfinden, und daß diese weiter nach außen um so mehr hinter den Stäbchen an Zahl zurücktreten, je näher man der Ora kommt. Nun dienen die peripheren Netzhautregionen erfahrungsgemäß hauptsächlich zum Sehen von Bewegungen, bei denen die Farben keine Rolle spielen, die Macula hingegen zum Erkennen von Farben. In der Peripherie der Retina werden überhaupt keine Farben wahrgenommen, dann folgt nach innen eine Zone, in der nur Gelb nnd Blau erkannt wird, und erst in der Umgebung der Macula wird das Farbensehen normal.

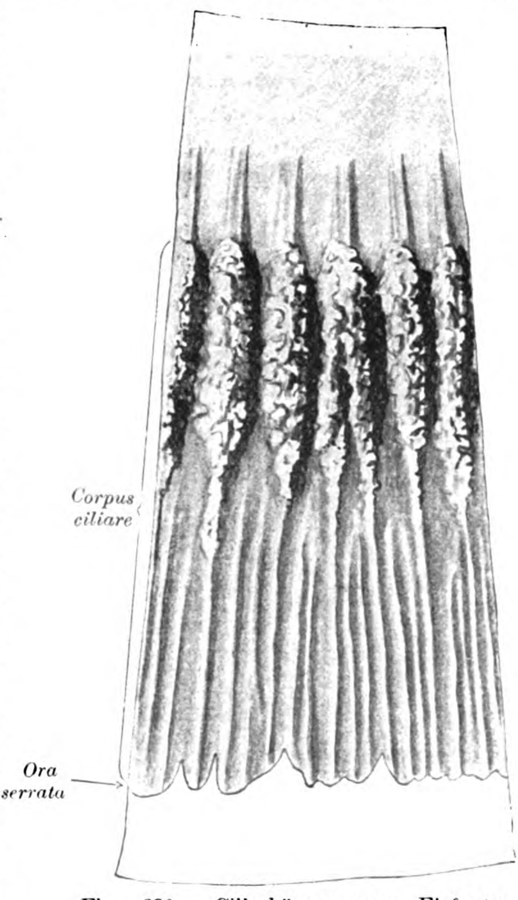


Fig. 690. Ciliarkörper vom Elefanten, nach FRANZ.

Stäbchen und Zapfen unterscheiden sich nicht nur in der Form, sondern auch darin, daß nur die Außenglieder der Stäbchen mit **Sehpurpur** (Erythropsin) getränkt sind, welches sie wahrscheinlich selbst produzieren. Würde es von den Pigmentzellen gebildet werden, so müßte es sich auch in den Zapfen finden. Diesen kommt es aber nie zu und fehlt daher auch in der Netzhaut der Schlangen, Schildkröten, Hühner und Tauben, welche fast nur Zapfen besitzen. Wie angedeutet, wirkt es als Sensibilisator zur Erhöhung der Lichtempfind-

lichkeit, und daher sind die Stäbchen für viel geringere Lichtintensitäten empfindlich als die Zapfen. Das Fehlen der letzteren bei den Tiefseeteleosteern ist danach als eine sekundäre Wirkung der Dunkelheit anzusehen. Hiergegen spricht nicht, daß die Zapfen bei Eulen vorhanden sind, denn diese sehen auch gut bei Tage. Ueber die angeblichen Zapfen des Höhlenfisches *Amblyopsis* vgl. S. 656.

Die **phyletischen Beziehungen** beurteile ich so, daß ich die Stäbchen für die ursprüngliche Form halte, aus der sich später die farbenempfindlichen Zapfen entwickelt haben. Hierfür spricht, daß die primitivsten Wirbeltiere (Cyclostomen, viele Selachier, Dipnoi) nur Stäbchen besitzen. Das oben (S. 631) beschriebene *Macrophthalmia*-Stadium von *Geotria chilensis* mit seinen langen, in einer Schicht liegenden Stäbchen ist bei der bedeutenden Größe (**611 A**) des Auges und der wenigstens teilweisen pelagischen Lebensweise seines Trägers besonders interessant, da es als primitivstes Wirbeltierauge angesehen werden

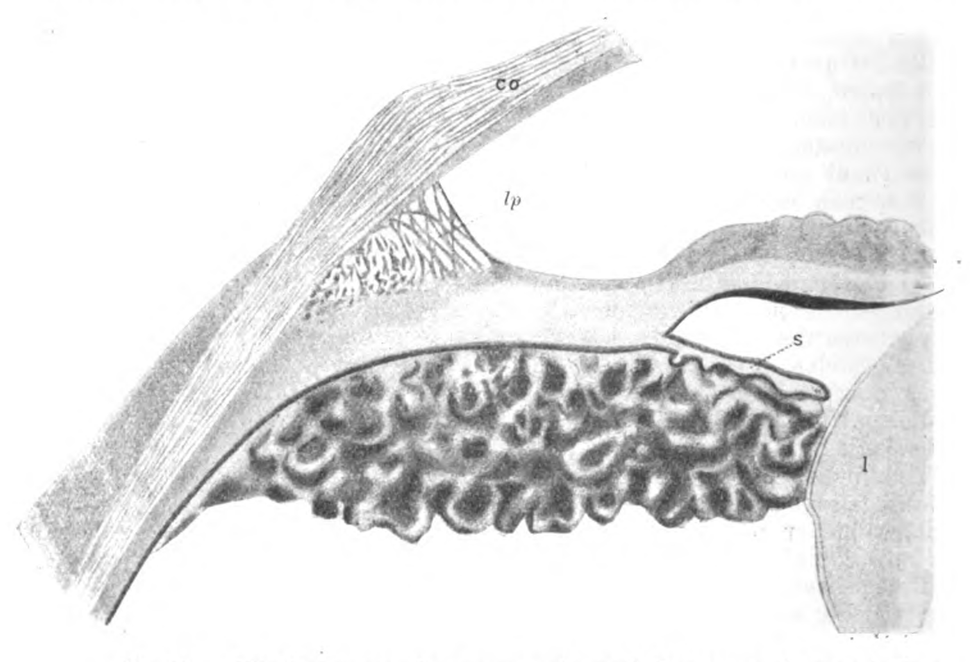


Fig. **691.** Ciliarkörper von *Orycteropus afer*, nach FRANZ. *co* Cornea, *l* Linse, *lp* Ligamentum pectinatum, *s* Sinus.

kann. Die Retina des erwachsenen *Petromyzon* (**611**) stellt das nächst höhere Stadium dar, denn die Stäbchen haben sich in zwei Schichten gesondert, während *Ammocoetes* noch die einschichtige Anordnung zeigt. Daß ihre Außenglieder recht kurz sind, ist wohl schon, wie die Kleinheit des Auges, eine Rückbildungserscheinung, aber die Annahme liegt nahe, daß auch die Stäbchen der Präcranioten kurz waren. Die Rückbildung hat also in diesem Falle, wie so häufig, dem Merkmal einen atavistischen Charakter gegeben. Die phyletische Differenzierung erfolgte unter Ausnutzung der Raumverhältnisse: die außen gelegenen Elemente wurden zu den langen Stäbchen, die inneren wuchsen mehr

in die Breite und wurden zu den Zapfen. Diese Spaltung wird eingetreten sein vor der Bildung des Sehpurpurs. Die Stäbchen paßten sich an geringes, die Zapfen an intensives Licht an; daher die hohe Reizbarkeit und der Sehpurpur der Stäbchen.

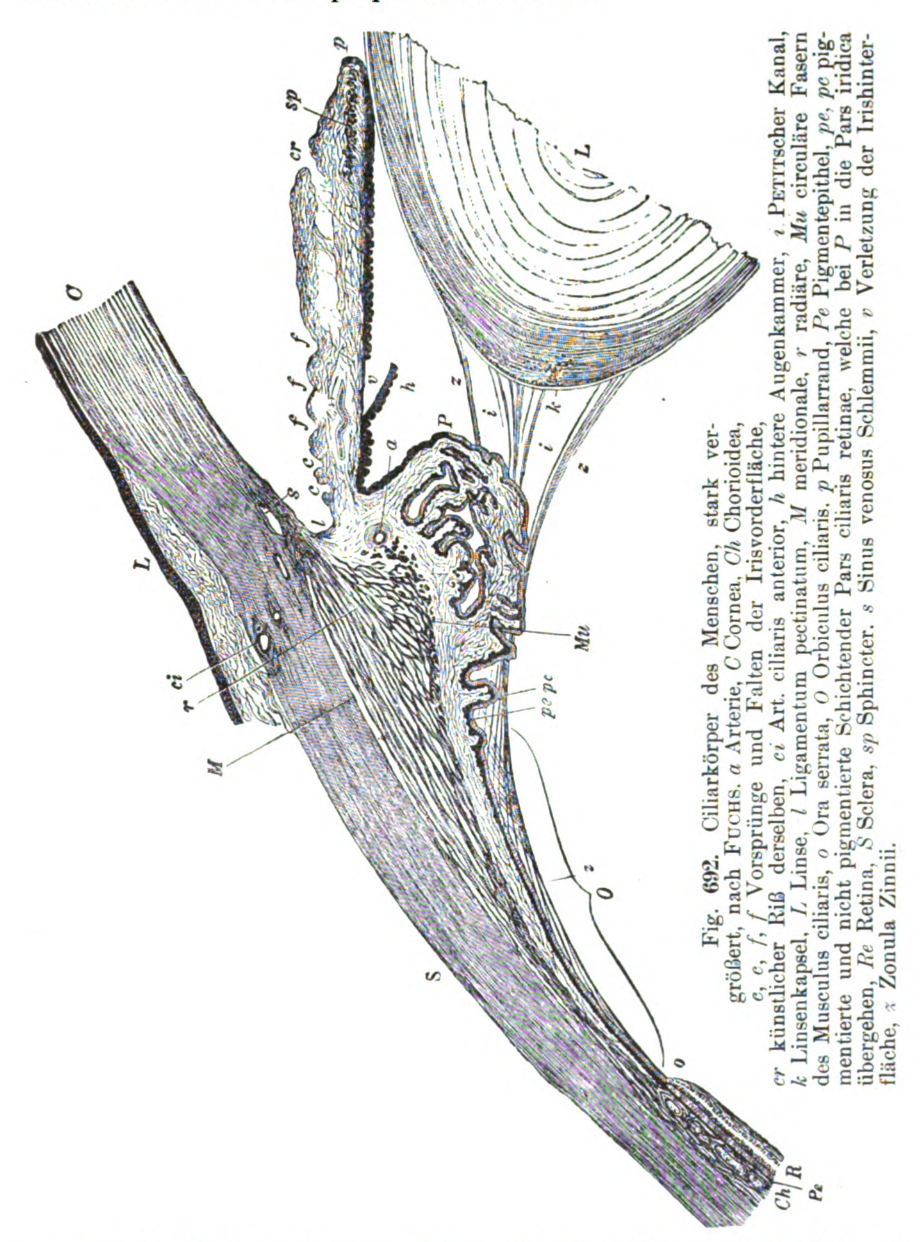


Fig. 692. Ciliarkörper des Menschen, stark vergrößert, nach FUCHS. *a* Arterie, *C* Cornea, *Ch* Chorioidea, *c, c, f, f* Vorsprünge und Falten der Irisvorderfläche, *cr* künstlicher Riß derselben, *ci* Art. ciliaris anterior, *h* hintere Augenkammer, *i* PETITscher Kanal, *k* Linsenkapsel, *L* Linse, *l* Ligamentum pectinatum, *M* meridionale, *r* radiäre, *Mu* circuläre Fasern des Musculus ciliaris, *o* Ora serrata, *O* Orbiculus ciliaris, *p* Pupillarrand, *Pe* Pigmentepithel, *pe, pe* pigmentierte und nicht pigmentierte Schichtender Pars ciliaris retinae, welche bei *P* in die Pars iridica übergehen, *Re* Retina, *S* Sclera, *sp* Sphincter. *s* Sinus venosus Schlemmii, *v* Verletzung der Irishinterfläche, *z* Zonula Zinnii.

Aus der Ontogenie lassen sich, soviel ich weiß, noch keine Stützen für die hier vertretene Auffassung ableiten. Beim Menschen zeigen Stäbchen und Zapfen von Anfang an Unterschiede. Auf frühesten Stadien werden die Sehzellen von der Limitans externa begrenzt, die

also als eine Cuticularbildung dieser Zellen und der Stützzellen anzusehen ist. Dann durchbricht sie ein Plasmahöcker der Sehzelle, an dessen Spitze ein Diplosom liegt. Er ist breit bei den Zapfen, schmal bei den Stäbchen und wird zum Innenglied. Das Außenglied tritt zuerst als ein Stiftchen oder Fädchen über dem Diplosom auf und ist allein das perzipierende Element, während das Innenglied eine Verlängerung des Zellkörpers ist und daher so häufig Fett enthält.

Das Pigmentepithel der Säuger (**687**) ist niedrig, und die Zellen greifen wie bei andern Wirbeltieren mit Ausläufern zwischen die Stäbchen und Zapfen. Pigmentverschiebungen kommen aber bei Hell- oder Dunkelanpassung gar nicht oder nur in ganz unbedeutendem Maße vor. Das Pigment fehlt in den Augen mit Tapetum lucidum chorioideale (s. o.) und auch bei *Pteropus* (**682**), wo es vielleicht überflüssig ist wegen der starken Pigmentierung der Chorioidea.

Der Ciliarkörper besteht aus den großen Falten (Processus ciliares), dem retinalwärts folgenden Orbiculus ciliaris (**692** *o*), ohne oder mit sehr niedrigen Falten, und aus den Zinnschen Fasern. Indem die Falten sehr häufig sich auf die Unterseite der Iris fortsetzen, greift der Ciliarkörper auch auf dieses Organ über. Sehr oft ist er asymmetrisch, nämlich temporal breiter als nasal, was bei Wiederkäuern so weit gehen kann, daß jene Seite doppelt so breit ist als diese. Die Zahl der Hauptfalten nimmt trotz mancher Ausnahmen im allgemeinen mit der Größe der Augen zu: *Vespertilio murinus* und *Echidna* (aber auch *Elephas*) 60, Mensch 70, Anthropoiden und Igel 80, *Sus* und *Camelus* 90, *Ovis* 100, Hirsche und Antilopen 120—130, Kaninchen 135. Zwischen die langen Hauptfalten schieben sich zuweilen kurze Hauptfalten und gegen den Orbiculus zu 2—3mal so viele niedrige Nebenfalten ein (**689, 690**). Mehrere Nebenfalten können sich zu einer Hauptfalte vereinigen. Die Hauptfalten zerfallen nach der Beschaffenheit ihrer Oberfläche in zwei Typen, welche durch Uebergänge miteinander verbunden sind: in die glatten mit schmaler, scharfer Kante bei Raubtieren (**677, 689**), Beuteltieren, Halbaffen, vielen Affen, Orang und in die wulstigen mit breiter gefurchter Kante bei Mensch (**690**), Schimpanse, Gorilla, Walen, *Orycteropus* (**691**), Elefanten (**690**) und den meisten Huftieren. Auch die glatten Falten sind nicht vollständig glatt, sondern mit zarten unregelmäßigen Furchen bedeckt: bei den wulstigen aber breiten sich dicke gewundene Erhebungen aus in den Tälern zwischen den Falten, auf deren Seiten und verdickten Kanten. Diese zerklüfteten Polster können so breit werden, daß sie sich gegenseitig berühren und die Täler überdecken. Die wulstige Oberfläche ist als die höhere phyletische Stufe anzusehen, welche sich infolge stärkerer Entwicklung der Blutgefäße aus der glatten entwickelt hat. Daher können nahverwandte Arten in dieser Hinsicht verschieden sein. Das Reh hat z. B. im Gegensatz zu den meisten Huftieren schmale, fast glatte Falten. Die wulstige Oberfläche beschränkt sich meist auf die eigentliche Falte und greift nicht auf den Orbiculus über (**690**). Die häufig abgerundete (**692**) Spitze der Falten liegt immer etwas vor dem Linsenäquator und ohne diesen zu berühren. Nur bei einem Nackthund finde ich manche Spitzen durch Berührung mit der Linse umgebogen. Der Abstand zwischen Falten und Linse ist meist sehr gering. Nur die Wale (**674**) haben sehr kurze niedrige Falten, so daß die Zinnschen Fasern entsprechend lang sind. Die Ciliarfalten setzen sich bei vielen Arten noch als zarte Linien auf die Iris fort.

Wo sie auf diese übertreten, hängen alle Falten zuweilen durch eine ringförmige Querfalte, das Sims (**691** *S*), zusammen, welches sehr verschieden hoch sein kann. Es ist gut entwickelt bei Schnabeltieren, Beuteltieren, *Orycteropus*, den meisten Huftieren; bei Mensch und Affen ist es rudimentär und fehlt den Raubtieren.

Der Ciliarkörper zerfällt histologisch (**692**) in eine bindegewebige Grundplatte, in den nach außen von ihr liegenden Ciliarmuskel und in die nach innen vorspringenden Falten. Letztere werden bedeckt von den zwei Blättern in der Retina und des Pigmentepithels, welche beide einschichtige Epithelien sind. Das Innere, die Fortsetzung der Sehschicht, ist unpigmentiert, das Aeußere stark pigmenthaltig, weil es die direkte Fortsetzung des Pigmentepithels ist. Daher erscheinen die Ciliarfalten unter der Lupe schwarzbraun mit weißlichem Schimmer. Der glatte Musculus ciliaris (Akkommodationsmuskel) besteht beim Menschen und den meisten Säugern aus drei Portionen, aus

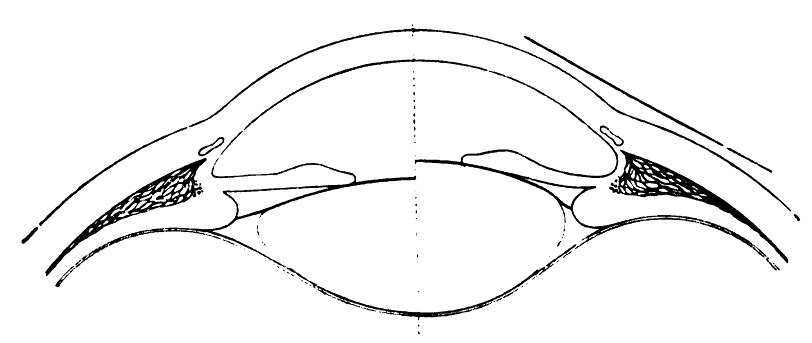


Fig. **693**. Schema von Linse und Augenkammer des menschlichen Auges links beim Sehen in die Ferne (Ruhestellung), rechts beim Sehen in der Nähe (Akkommodation). Hierbei verdickt sich der Ciliarmuskel, die Ciliarfalte rückt nach innen vor, die Krümmung der Linse nimmt vorn stark, hinten wenig zu, der Irissphincter kontrahiert sich etwas und die vordere Augenkammer nimmt an Größe ab. Nach Luciani.

meridionalen Fasern (sog. Brückescher Muskel, **692** *M*, auch wohl Tensor chorioideae genannt), aus cirkulären (sog. Müllerscher Muskel, *Mu*) und aus einigen radiären Fasern (*r*). Die meridionalen Fasern haben ihren Fixationspunkt an der Corneoscleralzone hinter venösen Hohlräumen, welche als Sinus venosus Schlemmii (*s*) bezeichnet werden. Wenn sie sich zusammenziehen, wird der Ciliarkörper nach vorn bewegt, was eine Entspannung der Zinnschen Fasern und gleichzeitig eine stärkere Wölbung der Vorderfläche der Linse zur Folge hat, indem diese wegen ihrer gallertigen Beschaffenheit die Tendenz hat, sich abzurunden, sobald der Zug dieser Fasern aufhört (**692**). Die circulären Fasern wirken in demselben Sinne, da sie die Falten nach innen vorschieben. Tatsächlich vermag die akkommodierte Linse des Menschen sich etwas zu senken („Linsenschlottern"), ist also vollständig entspannt. Bei Kurzsichtigen, welche verhältnismäßig wenig zu akkommodieren brauchen, sind die circulären Fasern oft sehr schwach, bei Weitsichtigen umgekehrt sehr stark entwickelt, was dafür spricht, daß ihnen beim Menschen die Hauptrolle bei der Einstellung zufällt. Die längsgerichteten Fasern können ferner den Bulbus so unter Druck setzen, daß er als fester Körper dem Zuge der Augen-

muskeln zu folgen vermag, ohne deformiert zu werden. Wie beim Menschen verhält sich der Ciliarmuskel auch bei Affen und Halbaffen. während bei den übrigen Säugern beträchtliche Unterschiede vorkommen. Bei Pferd, Schwein und Schaf besteht er hauptsächlich aus Längsfasern, während die circulären Fasern vielen Säugern fehlen, und wo sie vorkommen, sehr verschieden ausgebildet sind: stark beim Hirsch, schwächer beim Schwein, beim Pferd sind sie auf das nasale Drittel beschränkt. Die meridionalen Fasern sind schwach bei einigen Dämmerungstieren: *Myrmecophaga*, *Orycteropus*, *Phoca*. Kaum entwickelt sind sie bei Fledermäusen und *Phocaena* und fehlen vollständig den Bartenwalen. Bei diesen Dunkeltieren fehlt also das Akkommodationsvermögen oder ist nur in geringem Maße vorhanden. Dasselbe gilt auch wohl für Pferd, Schwein und Schaf, da der Ciliarmuskel im Verhältnis zur Größe der Linse sehr schwach ausgebildet ist. Bei *Lutra* soll nach Hess der sehr starke Irissphincter bei der Akkommodation mitwirken.

Die Zinnschen Fasern (Zonula Zinnii) bilden keine zusammenhängende Membran — der Name Aufhängeband der Linse ist daher irreführend — sondern sie bestehen aus zahllosen Bündeln zarter Fibrillen, welche in der Nähe der Ora (**692**), also von dem Orbiculus entspringen und zwischen den Ciliarfalten oder diesen aufliegend nach der Linse ausstrahlen. Manche Fasern entspringen auch von den Falten selbst und wurzeln namentlich in den Vertiefungen der wulstigen Oberfläche derselben. Sie sind viel derber als die Fasern des Glaskörpers, die in derselben Weise entstehen, und unterscheiden sich von ihnen auch dadurch, daß sie keine Anastomosen bilden. Sie verlaufen nicht nur, wie in **692**, von hinten nach vorn und innen, sondern zum Teil auch von der distalen Portion der Falten nach hinten zur Hinterfläche der Linse, kreuzen dann also jene Fasern. Sie nehmen ihren Ursprung von dem Innenblatt des Ciliarkörpers, und da die Zellen desselben ihre Basis dem Binnenraum des Auges zukehren, so sind sie wie auch die viel zarteren Fasern des Glaskörpers, als basale Ausläufer dieser Zellen anzusehen und daher ectodermaler Natur. Sie heften sich unter Auflösung jeder Faser in feine Fibrillen auf einem breiten äquatorialen Gürtel der Linse an, wobei die mittleren die weiter unten geschilderte Kanellierung des Linsenäquators benutzen. Einige strahlen auch in Rinnen der vordersten Glaskörperschicht aus. Die Fasern enthalten keine Kerne, auch nicht körniges Protoplasma. müssen aber doch wohl aus protoplasmatischen Verlängerungen ihrer Stützzellen hervorgegangen sein. Der von ihnen durchzogene Raum wurde früher fälschlich als ein Kanal (Canalis Petiti) aufgefaßt. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß der Ciliarkörper eine vierfache Funktion hat: er erzeugt den Aufhängeapparat der Linse, besorgt die Akkommodation durch den Ciliarmuskel, schwitzt aus zahlreichen Blutgefäßen der Falten (**673** A) die in der hinteren Augenkammer (**692** *h*) befindliche und durch die Pupille in die vordere Kammer eindringende Flüssigkeit (Humor aqueus) aus, vielleicht auch diejenige des Glaskörpers, und reguliert dadurch den intraocularen Druck. Dabei mögen auch die Blutgefäße der Iris die Bildung jener Flüssigkeit in geringem Maße unterstützen. Wird die vordere Augenkammer punktiert, so wird sehr rasch neues Augenwasser gebildet. Dieses scheint auch im normalen Zustande beständig langsam erneuert zu werden und in dem-



selben Maße durch den SCHLEMMschen Kanal abzufließen, denn wenn die vordere Augenkammer eines Kaninchens mit flüssigem Paraffin gefüllt und so der Abfluß unmöglich gemacht wird, so steigt der Druck im Glaskörper sehr rasch. Ganz beweisend ist dieser Versuch nicht, da ein solches Auge abnorm gereizt ist. Jedenfalls können die Ciliarfalten durch die Transsudation den intraocularen Druck regulieren und den Bulbus prall erhalten.

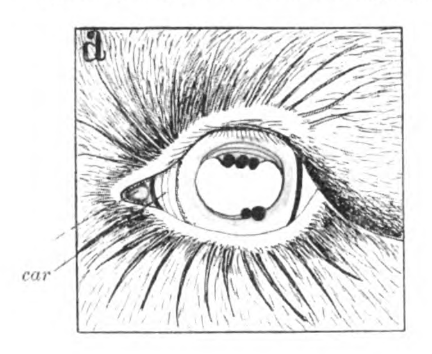
Die Iris entspricht, von vorn gesehen, in ihrer Gestalt der Cornea, ist also rund oder mehr oder weniger queroval. Ihre Farbe ist bei verschiedenen Arten und häufig auch bei den Individuen einer Art verschieden. Die blaue Augenfarbe des Menschen entsteht, wenn das Stroma in der vorderen Schicht wenig Pigment enthält. In demselben Maße, wie die Pigmentierung zunimmt, wird die Regenbogenhaut grau oder grünlich, dann hellbraun, dunkelbraun und schließlich schwarz. Das eine Auge kann blau, das andere braun sein, oder es findet sich ein blauer Sector in einem braunen Auge. In allen diesen Fällen ist die Hinterfläche der Iris immer schwarz. Die meisten Säuger haben eine gelbbraune (Schaf, Schwein, Pferd, Kaninchen) oder dunkelbraune (Rind, Reh, die meisten Hunde) Iris. Bei der Katze ist sie grüngelb, bei der Ziege bläulich. Die Albinos aller dieser Arten haben eine sehr helle oder blaue Regenbogenhaut; weiße Katzen z. B. haben meist eine blaue Iris und sind dann sehr häufig taub, was ich mir durch Annahme einer Erkrankung der Medulla oblongata erkläre, die das pigmentomotorische und das Gehörzentrum ergriffen hat. Die Chromatophoren der Iris bleiben infolgedessen zusammengeballt und sie erscheint blau.

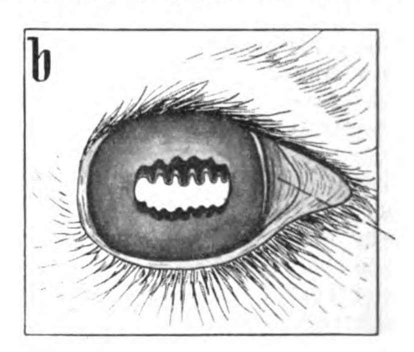
Die Form der **Pupille** kann bei nahen Verwandten verschieden sein. Sie ist z. B. unter den Robben rund bei *Phoca vitulina*, birnförmig und am nasalen Ende verbreitert bei *Phoca barbata* und dem Walroß, senkrechtoval bei *Otaria jubata* und queroval bei *Macrorhinus leoninus* und *Halichoerus gryphus*. Von Arten mit runder Pupille seien noch erwähnt der Mensch, bei dem sie eine Spur nasalwärts verschoben liegt, Affen, viele Raubtiere, Tapir, Rhinoceros, Elefant, *Pteropus*; von solchen mit senkrechtovaler Oeffnung die Hauskatze, von solchen mit querovaler Pferd, Wiederkäuer, Schwein, *Halicore*, Wale.

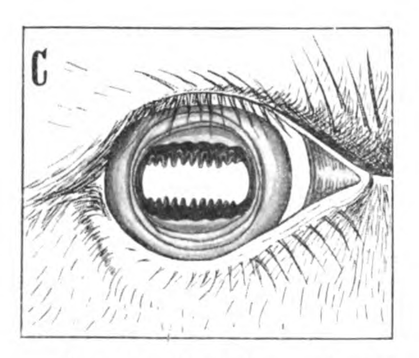
Eigentümliche Knötchen des dorsalen, zuweilen auch des ventralen Pupillarrandes sind die „Traubenkörner, Irisflocken, Granula iridis“ der Ungulaten und der Gattung *Hyrax*, deren Bedeutung ich darin sehe, daß sie bei stark kontrahierter Pupille noch kleine Spalten zum Lichteintritt übrig lassen. Es sind also Einrichtungen zum Sehen bei grellem Licht. Beim Pferd sind es 2—4 dunkelbraune, gestielte Verdickungen in der Mitte des oberen Randes, während sie unten fehlen. Bei der Ziege (**694** a) und Gazelle sind sie auch unten gut ausgebildet, während sie beim Rind nur dorsal und in geringer Größe vorkommen. Beim Kamel (b) finden wir zwei etwa sechszackige Kämme und noch mehr Zacken (11—14) kommen dem Lama (c) zu. Den Höhepunkt erreicht diese Bildung bei *Hyrax* (d), wo ein echtes Operculum pupillare, wie bei den Rochen, vom oberen Rande herabhängt. Ein ähnlicher, aber kleinerer dorsaler Lappen wird bei *Delphinus* beobachtet. *Tragulus meminna*, Schweine, Elefanten, Tapire und Rhinocerosse entbehren dieser Einrichtung. Die Irisflocken

werden gebildet vom retinalen Teile der Iris, bestehen demnach aus pigmenthaltigen Epithelzellen, welche aber so gewuchert sind, daß sie ein von großen und kleinen Hohlräumen durchsetztes Balkenwerk bilden. Die Hohlräume enthalten Bindegewebe, Blutgefäße oder nur Flüssigkeit. Danach kann man die Granula als mitbeteiligt an der Bildung des Humor aqueus ansehen.

Das bindegewebige Stroma der Iris ist bei den Säugern sehr blutgefäßreich. Bei Pinnipediern und Walen tritt das Bindegewebe stark zurück, fehlt bei *Phoca* fast vollständig und läßt bei *Phocaena* die Blutgefäße über die Vorderfläche der Iris vorspringen. Der glatte, vom Oculomotorius versorgte Sphincter liegt in der Nähe der Pupille (**692**), der vom Halssympathicus innervierte glatte Dilatator







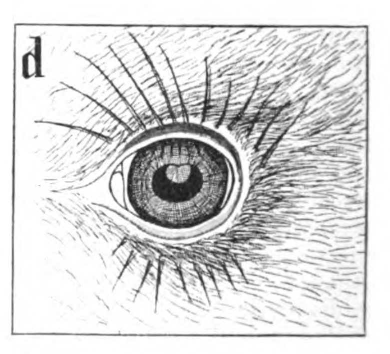


Fig. **694**. Irisflocken nach LINDSAY-JOHNSON. a Ziege, b Kamel, c Lama, d *Hyrax dorsalis*. *car* Caruncula lacrimalis, *n* Nickhaut.

als viel zartere Muskelschicht weiter nach außen und hinten. Beide Muskeln sind besonders stark bei Wassersäugern (Walen, Robben, Fischotter), die ein sehr lebhaftes Pupillenspiel zeigen. Bei *Orycteropus* und Beuteltieren ist der Ringmuskel schwach. Besonders interessant ist das histologische Verhalten des Dilatators. Betrachtet man die Iris auf einem Längsschnitt (**692**), so findet man auf der Hinterfläche ein einschichtiges, stark pigmentiertes Epithel, die Fortsetzung des inneren, am Ciliarkörper pigmentfreien Retinablattes. Ein äußeres Blatt scheint zu fehlen. Es hat sich nämlich umgewandelt in eine faserige „BRUCHsche Membran", indem diese ectodermalen Zellen durch Ausscheidung von Muskelfibrillen zu Epithelmuskelzellen ge-

worden sind (**695**). Im kontrahierten Zustand (b) treten die Zellen und Kerne deutlich hervor auf der Außenseite der Pigmentschicht, während sie im gedehnten Zustand (c) kaum ihren Epithelcharakter erkennen lassen.

Die Iris dient in erster Linie als Blende zur Regulation der Menge des eindringenden Lichts. Je mehr Licht auf die Retina fällt,

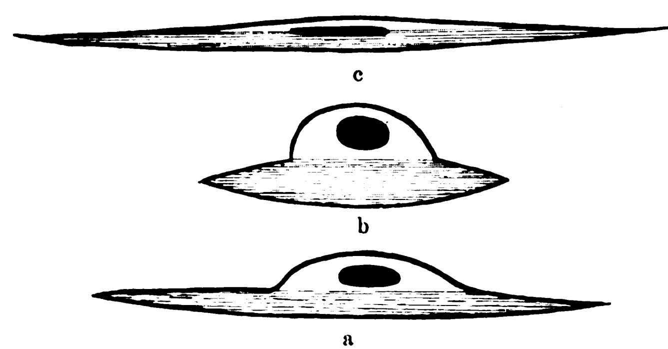


Fig. **695**. Schema der Dilatatormuskelzellen nach Hotta. a mittlere Ruhelage, b kontrahiert, c gedehnt.

desto stärker zieht sich der Sphincter reflektorisch zusammen. Zweitens vermindert die Iris die chromatische und sphärische Aberration der Linse durch Abblendung der peripheren Strahlen. Endlich wirkt sie auch, wenigstens beim Menschen, bei der Akkommodation mit, indem sich die Pupille beim Einstellen auf die Nähe etwas kontrahiert unter gleichzeitiger Konvergenz der Augäpfel (**693**).

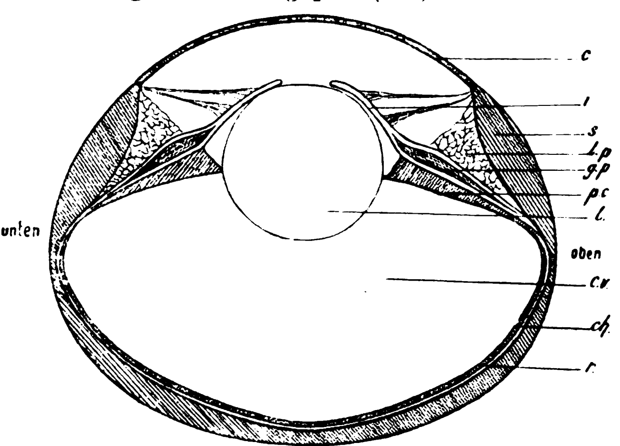


Fig. **696**. Vertikalschnitt durch das Auge von *Macrorhinus leoninus* nach Pütter. *cv* Corpus vitreum, *l.p* Ligamentum pectinatum. Uebrige Bezeichnungen wie **674**.

Die Iris hängt durch das Ligamentum pectinatum (**691**) mit der Außenwand zusammen, d. h. durch zahlreiche den Kammerwinkel (Fontanascher Raum) ausfüllende Bindegewebsfasern. Sie zerfallen meist in eine vordere Gruppe von besonders starken gegabelten und

verästelten Fasern (sog. Irisfortsätzen) mit Endothel und durchsetzt von Pigmentzellen, und in eine hintere, von zarten Fasern ohne Pigment. Auf jene kann sich auch die DESCEMETsche Membran der Cornea scheidenartig fortsetzen. Das Ligament ist besonders kräftig bei Arten mit starkem Sphincter, weil bei diesen die Iris besonders gut befestigt sein muß. So bei Robben (**678**), Katzen (**677**), Fischottern u. a. Bei *Macrorhinus* (**696**) treten die vorderen Bündel sogar bis fast an den pupillaren Rand heran, und auch beim Seehund ist die vordere Irisfläche in das Ligament einbezogen. Schwächer ist es bei Huftieren und Anthropoiden ausgebildet und noch weniger beim Menschen (**692**). Endlich bei Walen fehlt es fast vollständig, obwohl diese einen starken Sphincter besitzen.

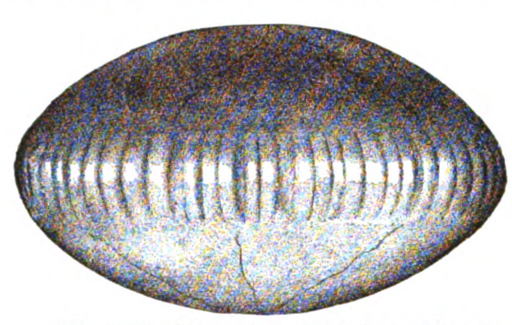


Fig. 697. Linse eines 25jährigen Mannes, vom Aequator gesehen, nach RABL.

Die Linse zeigt alle Uebergänge von der sehr flachen Form bei *Echidna* (**679**) bis zu der kugeligen der Wassersäuger (**674**, **678**, **696**). Der Mensch hat eine recht flache Linse (**673**), die hinten stärker gewölbt ist als vorn, wird aber in dieser Hinsicht noch übertroffen von einigen Affen. Die Zunahme der Wölbung zeigt sich besonders an der hinteren Fläche, indem bei vielen Arten die Linsen vorn flach, hinten stark gewölbt sind (Pferd, Schwein, Reh, Gemse, Kängeruh, Eichhörnchen); vorn nur etwas weniger gewölbt als hinten ist die Linse von Maus, Rind, Schaf, Hase, Hund, Katze, und bei diesen letzteren beiden ist häufig auch die Vorderfläche die stärker gewölbte. Eine beiderseits gleich gewölbte, aber noch nicht kugelige Linse haben Fuchs, Edelmarder und Puma (**677**). Bei *Inuus* und *Hyrax*-Embryonen setzt sich die hintere Wölbung durch eine Ringfurche vom Aequator

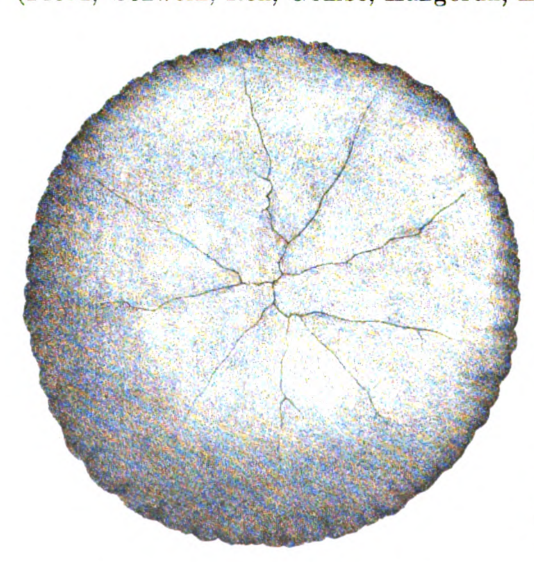


Fig. 698. Linse eines 25jährigen Mannes von hinten gesehen mit 9-strahligem Linsenstern und deutlicher Randkannelierung, nach RABL.

ab, und dieses Verhalten finde ich auch bei einem Schimpansen. Da aber die zwei Linsen dieses Tieres in Formol konserviert und etwas geschrumpft waren, so halte ich diese Ringfurche für eine Konservierungserscheinung; dies um so mehr als sie bei zwei in Alkohol fixierten

Schimpansenlinsen fehlte. Diese vier Affenlinsen zeigten eine bemerkenswerte Asymmetrie, indem die temporale Hälfte etwas dicker als die nasale war. Hier hatte also die Asymmetrie des Ciliarkörpers auch die Linse ergriffen. Eine physiologische Erklärung der verschiedenen Linsenformen ist zurzeit noch nicht möglich. Die Kugelgestalt der Linse der Wassersäuger ist als Anpassung zu deuten, denn unter Wasser fällt die Hornhautbrechung fort, das Bild würde hinter die Netzhaut fallen, und dem wirkt die stärkere Brechkraft der kugeligen Linse entgegen (Brechungsindex bei: Mensch 1,43; *Balaena* 1,57; *Phocaena* 1,63; Knochenfische 1,65). Dazu kommt, daß sie mehr Licht aufzunehmen, also ein helleres Bild zu liefern vermag. Verhältnismäßig große Linsen finden sich nicht nur bei ausgesprochenen Dunkeltieren (*Pteropus*, Maus, Ratte, *Perameles*, Katzen), sondern auch bei *Macropus*, Hase und Kaninchen, die in der Dämmerung oder auch nachts auf Aesung ausgehen. Unter den Wassersäugern finden wir sowohl sehr große (Robben **678, 696**), als auch sehr kleine (*Halicore* **676**). Sehr klein sind die Linsen der Primaten, besonders diejenige des Menschen, welche sogar kleiner sind als die von Katze und Kaninchen. Bei vielen Säugern zeigt die Linse am Aequator niedrige Leisten, welche von schmalen Furchen getrennt werden und in ihrer Zahl ungefähr den Ciliarfalten entsprechen, da sie diesen gegenüber stehen. Diese Riefung dient den ZINNschen Fasern zur Anheftung. Nahe Verwandte können sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten. Während die Kanellierung beim Menschen (**697**) sehr deutlich ist, vermisse ich sie beim Schimpansen fast vollständig. Das Kaninchen besitzt beiderseits der scharfen Aequatorlinie eine sehr dichte Strichelung.

An frisch fixierten Kaninchenlinsen läßt sich auf der Hinterfläche eine helle horizontale „Naht“ und auf der Vorderfläche eine ähnliche in vertikaler Richtung erkennen. Dieselben Linien finden sich auch bei Selachiern, Teleosteern, Amphibien, Schlangen, Alligatoren. Sie fehlen bei Salamandern, Geckonen, Schildkröten und allen Vögeln. Im Gegensatz zu den Leporiden besitzen die übrigen Säuger vorn und hinten einen „Linsenstern“, welcher meist aus drei in einem Punkt zusammenstoßenden Linien besteht (**689**), zuweilen aber durch Gabelung oder Bildung von Seitensprossen viel komplizierter wird (**698**), ontogenetisch jedoch als einfache Naht zuerst auftritt. Um diese Bildung zu verstehen, muß der Leser sich erinnern, daß die Linse durch Abschnürung von der äußeren Haut (**605, 606**) sich anlegt, also zuerst ein ectodermales Bläschen ist. Die Zellen der Vorderwand erhalten sich dauernd als ein niedriges Epithel (**699**), während diejenigen der Hinterwand zu langen Fasern auswachsen und den ganzen Hohlraum des Bläschens ausfüllen. Dabei verlieren die zentralen Fasern später ihre Kerne und bleiben verhältnismäßig kurz, während die peripheren mit Kernen größer werden und gegeneinander zuwachsen, wodurch ein spaltförmiger Raum an beiden Polen übrig bleibt. Dieser ist auf der Hinterfläche viel tiefer als auf der vorderen. Er ist mit einer Kittsubstanz erfüllt und heißt daher die Naht oder nach seiner Gestalt der Linsenstern. In einer fixierten Linse ist die Substanz häufig trübe, so daß der Stern nicht zu sehen ist. Die Fasern sind mit Ausnahme der „Zentralfasern“ in der fertigen Linse zu „Radiärlamellen“ angeordnet, deren Zahl während des Lebens zunimmt, immer groß ist, aber bei verschiedenen Arten weit auseinander geht und mit der Körpergröße wächst (Hausmaus 646, Mensch 3 Monate alt 1474, erwachsen ca. 2200,

Hund je nach Größe und Alter 2—3000, Fuchs 3168, Rind ca. 4000. Pferd ca. 4300). So hohe Zahlen finden wir unter den Wirbeltieren nur noch bei gewissen Selachiern (*Chimaera monstrosa* 3880, *Mustelus laevis* 2820), während sie bei den übrigen Klassen viel niedriger sind (Triton 100, Wasserfrosch 705, Blindschleiche 93, Ringelnatter 244. *Python molurus* 1100, Lerche 508, *Otus silvestris* 2460). Die Linse wird umgeben von einer dünnen strukturlosen Kapsel, einer cuticularen Basalmembran der Linsenzellen, welche vorn dicker ist als hinten. Die frische Linse des Menschen ist sehr elastisch, ändert leicht ihre Form und kehrt wieder in sie zurück. Ohne Kapsel ist die Linsensubstanz zäh und weich, was beweist, daß jene die Ursache der für die Akkommodation so bedeutungsvollen Elastizität ist. Bei den übrigen Säugern ist diese Eigenschaft geringer ausgebildet, und daher haben nur die Affen und Menschen eine ausgiebige Akkommodation von ca. 9 Dioptrien[1]. Bei Hunden und Katzen beträgt sie nur 2 Dioptrien. Bei den meisten Säugern tritt das Erkennen von Formen ganz zurück hinter dem Wahrnehmen von Bewegungen. Rehe erkennen den Jäger nicht, solange er sich ganz ruhig verhält. Eine Katze ist ruhenden Objekten gegenüber ganz teilnahmslos, und dasselbe gilt für Hunde, welche man mit ausgestopften Tieren zusammenbringt. Bei den Fledermäusen bleibt die Linse auf einer Embryonalstufe stehen, indem die Zellen der Hinterwand zwar zu Fasern ausgewachsen sind, aber nur sehr unvollkommene Radiärlamellen bilden. Diese Tiere orientieren sich bei ihren Flügen nicht durch das Auge, sondern durch die dünnhäutigen Fortsätze der Nase und der Ohren. Geblendete Fledermäuse fliegen, wie SPALLANZANI nachwies und von SCHÖBEL bestätigt wurde, ebenso geschickt wie normale, stoßen aber überall an, sobald jene Lappen abgeschnitten werden. Auf noch tieferer Embryonalstufe bleibt die Linse des Maulwurfs (**709**) stehen, indem die Zellen der Hinterwand überhaupt nicht zu Fasern auswachsen.



Fig. 699. Schnitt durch die Linse eines Embryos von *Sus scrofa* von 50 mm Länge, nach RABL.

Der Glaskörper, Corpus vitreum, besteht aus einer durchsichtigen dickflüssigen Masse, welche von zahllosen protoplasmatischen Fasern durchzogen wird, die von den MÜLLERschen Zellen der Retina, also von ectodermalen Gliazellen ausgehen und sich durch Anastomosen zu einem dichten Maschenwerk verbinden. Im fertigen Auge gehen

1) Als Dioptrie (D) wird die Brechkraft einer Linse mit 1 m Brennweite bezeichnet; 2 D = $\frac{1}{2}$ m, 9 D = $\frac{1}{9}$ m Brennweite. Das normale, emmetropische Auge hat im Alter von 20–30 Jahren etwa 8,3 D, d. h. es sieht einen Gegenstand in $\frac{1}{8{,}3}$ m = 12 cm Abstand ebenso deutlich wie einen fernen. Durch allmähliche Verhärtung der Linse (s. S. 386) nimmt die Akkommodationskraft beständig ab, beträgt mit 45 Jahren etwa 4 D, um mit 70 ganz geschwunden zu sein.

besonders derbe Fasern von der Ora aus (vgl. **641**), daher ist hier die Verbindung mit der Retina besonders fest, auch überall sonst strahlen so viele zarte Fasern von der Limitans interna retinae in den Glaskörper ein, daß diese beim Herauspräparieren vielfach an dem Glaskörper haften bleibt. Das Maschenwerk ist an der Peripherie des Glaskörpers besonders dicht, und diese Zone ist irrtümlich als eine besondere Membrana hyaloidea gedeutet worden. Nach innen zu werden die Maschen weiter und lockerer und der Glaskörper wird dadurch weicher. Eine ähnliche dichtere „Grenzschicht" schließt den Glaskörper gegen die Zonula und die Linse ab, sowie auch gegen den Glaskörpertrichter (**700**). Dieser letztere Raum wird auch CLOQUETscher Kanal oder Canalis hyaloideus genannt. Er entsteht, indem Blutgefäße und Mesodermzellen durch die fötale Augenspalte in die hintere Augenkammer einwandern. Die Gefäße verbinden sich mit der Arteria centralis retinae an der Opticuspapille und breiten sich als Arteria hyaloidea von hier bis zur Linse während der Embryonalzeit aus. Später bilden sich diese Gefäße wieder zurück, so daß der Glaskörper des fertigen Auges ohne diese ist. Hand in Hand geht damit eine Rückbildung des CLOQUETschen Kanals, welcher bei Schweinen und Rindern nur in 20 Proz. der ausgewachsenen Augen und dann meist zugleich mit Resten jener Arterie beobachtet wird. Es ist dies wohl so zu verstehen, daß das eingewanderte mesodermale Gewebe so sehr den Charakter des umgebenden Glaskörpers annimmt, daß es von ihm nicht mehr unterschieden werden kann. Die in letzterem hier und da vorhandenen Zellen sind Leukocyten. Die Gerüstsubstanz des Glaskörpers und wohl ebenso die umgebende dickflüssige Grundsubstanz sind demnach teils ectodermaler, teils mesodermaler Natur. Nach dem Verschwinden der Art. hyaloidea breiten sich Blutgefäße in der Retina als Seitenäste der Art. centralis aus (**684**), deren verschiedenartige Anordnung wir oben (s. S. 699) schon kennen lernten. Sie fehlen bei andern Wirbeltieren, mit Ausnahme von Aalen. Bei Knochenganoiden, Teleosteern, Anuren und Schlangen kommen Blut-

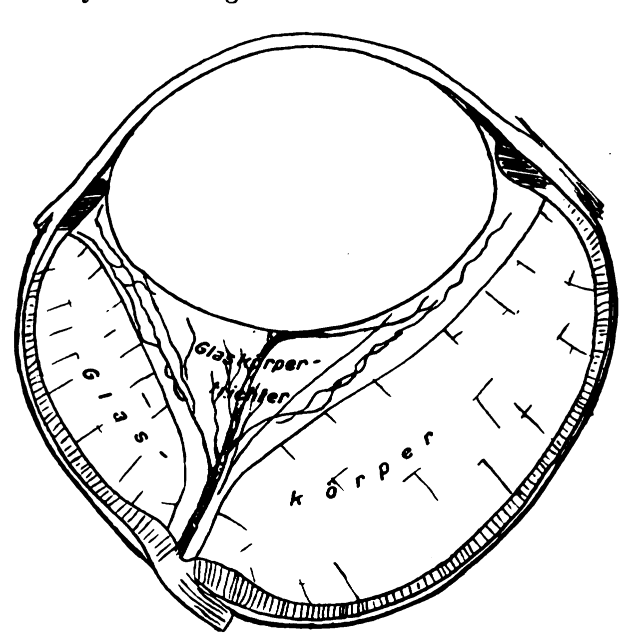


Fig. 700. Meridionalschnitt durch das Auge eines ein Tag alten Kaninchens mit dem Glaskörper und Glaskörpertrichter, nach RETZIUS. Lupenvergrößerung.

gefäße an der Grenze zwischen Glaskörper und Netzhaut in der Membrana hyaloidea vor; bei den übrigen Wirbeltieren fehlen auch diese und die Ernährung findet von der Choreoidea her statt.

Die Lider, Palpebrae, der Säuger zeigen im allgemeinen dieselben Verhältnisse wie beim Menschen: das obere Augenlid ist größer als das untere, und beide sind beweglich. Dazu kommt eine bei Primaten besonders stark rückgebildete, nur passiv bewegliche Nickhaut am inneren Augenwinkel als drittes Lid. Das obere und das untere Lid

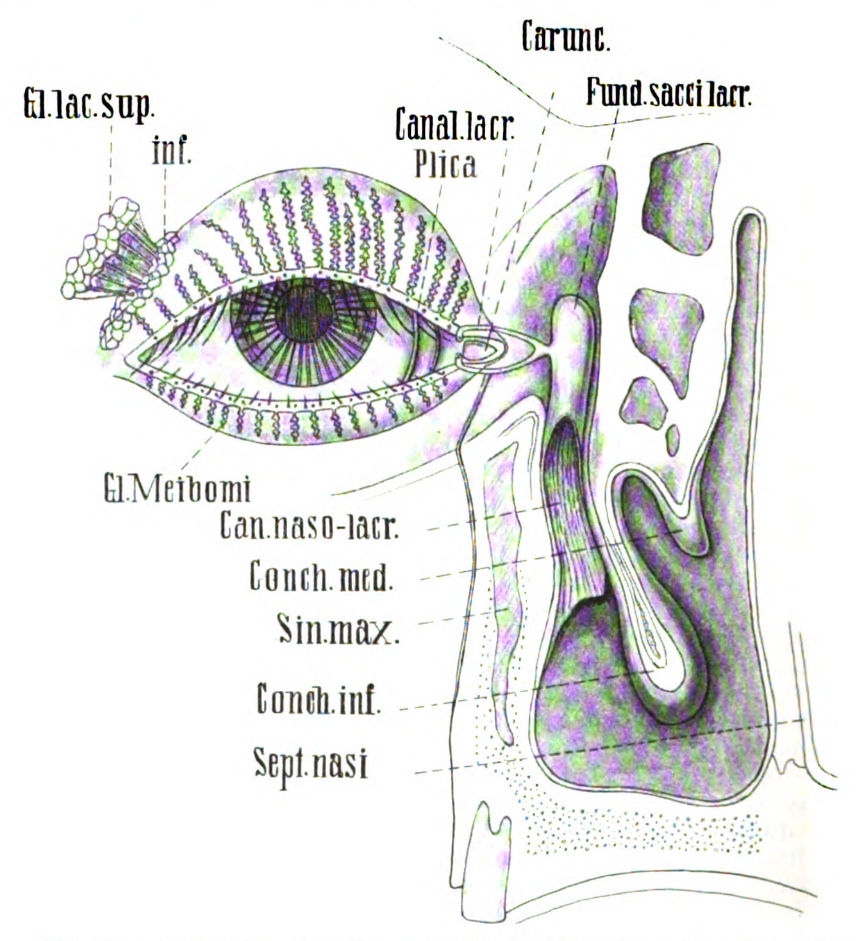


Fig. 701. Augendrüsen und Tränenapparat des Menschen, schematisch. Orig.

zeigen außen die gewöhnliche Beschaffenheit der Haut, nur sind die Haare der Lidfläche sehr zart, fehlen sogar bei Walen, während diejenigen der freien Kante als lange Wimpern (Cilia) vorspringen. Diejenigen des unteren Lides sind bei Menschen und Wiederkäuern kleiner als die oberen und bei Pferd, Schwein und Carnivoren noch mehr reduziert oder fehlen sogar. Die Innenfläche der Lider wird von dem mehrschichtigen Epithel einer rötlichen Schleimhaut, der Conjunctiva palpebrarum ausgekleidet, welche sich am oberen und unteren

Winkel (Fornix) des Conjunctivalraums als Conjunctiva bulbi auf den Augapfel fortsetzt. Der mediale innere Augenwinkel hat eine etwas andere Beschaffenheit als der äußere; er bildet nämlich eine Ausbuchtung, den Tränensee, Lacus lacrimalis (**694, 701**), in dessen Tiefe sich eine rundliche Erhebung der Conjunctiva befindet, die Caruncula lacrimalis (*car.*). Sie trägt kleine Härchen mit Haar-

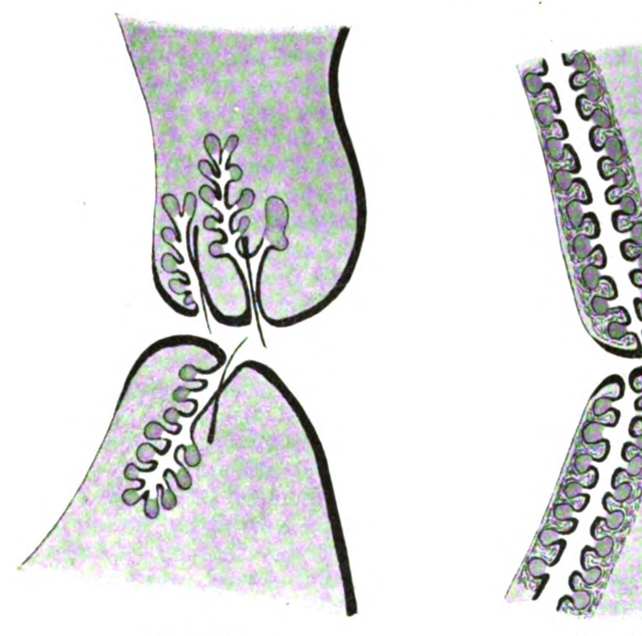


Fig. 702. Fig. 703.

Fig. 702. Schema der Lider von *Erinaceus*, um die Entstehung der MEIBOMschen Drüsen aus Talgdrüsen zu zeigen. Nach v. EGGELING.

Fig. 703. Schema der Lider von *Cynocephalus* mit fester bindegewebiger Umhüllung (Tarsus) der Drüsen, nach v. EGGELING. Das geschichtete und verhornte Plattenepithel der Außenseite ist dick gezeichnet, die Conjunctiva der Innenseite zart.

balgdrüsen und sieht bei Mensch und Schwein rötlich aus, während sie bei Pferden und Wiederkäuern braun oder schwärzlich pigmentiert ist. Ihre Bedeutung ist nicht recht klar. Vielleicht erschwert sie das Abfließen der Conjunctivalsackflüssigkeit nach der Nase. Nach außen schließt sich an sie an die Nickhaut (*n*), welche als eine Falte der Conjunctiva bulbi anzusehen ist. In den Lidern breitet sich bei Primaten und einigen andern Säugern dicht neben der Conjunctiva eine feste bindegewebige Platte, der sog. Tarsus aus, dem zahlreiche langgestreckte alveoläre MEIBOMsche Drüsen (Glandulae tarsales) eingelagert sind (**701**), welche ein fettiges Sekret zum Einölen des Lidrandes erzeugen. Bei Wassersäugern (Robben, Walen), aber auch bei *Manis, Elephas, Camelus, Dasypus,* Monotremen fehlen diese Drüsen. Sie sind wahrscheinlich aus Haarbalgdrüse entstanden, denn bei Igel und Schnabeltier stehen sie noch mit Haaren in Verbindung (**702**). Sehr einfach gebaut sind die MEIBOMschen Drüsen bei *Dasyurus*, indem die sackförmigen Gebilde überall von Drüsenzellen ausgekleidet und

noch nicht in Alveolen gesondert sind. *Macropus* besitzt alveoläre Drüsen, die noch nicht von einer bindegewebigen Hülle, einem Tarsus, umschlossen werden. Dieser ist also eine Hilfseinrichtung der Drüsen (**703**), indem diese bei der Bewegung der Lider vor zu starker Zusammenfaltung geschützt werden. Nach außen vom Tarsus liegen die Ringmuskeln des Musculus orbicularis oculi (**706**), welche sich auch außerhalb der Lider in der Stirn und Wangenhaut ausbreiten. Er wird vom Nervus facialis versorgt und bewirkt das Schließen der Lider. Er ist auch bei den Walen stark entwickelt, was nicht zu der Behauptung paßt, daß ihre Lider unbeweglich seien. Zum Oeffnen dient ein Heber des oberen Lides (Musc. levator palpebrae superioris [**706**]), welcher, aus der Orbita kommend, über den rechten oberen Augenmuskel in das Lid ausstrahlt und dieses nach oben und hinten zieht. Er wird vom N. oculomotorius versorgt. Das untere Lid fällt infolge seiner eignen Schwere herab, sobald jener Ringmuskel nicht mehr wirkt. Bei Mäusen, Kaninchen, Hunden und vielen andern Säugern sind die Augen bekanntlich bei der Geburt geschlossen und öffnen sich erst einige (bei der Ratte etwa 14) Tage nach derselben. Die jungen Tiere werden auf diese Weise daran gehindert, sich aus dem Nest zu verirren, wenn die Mutter auf der Nahrungssuche begriffen ist. Da die Lider Hautfalten sind, welche einander entgegen wachsen, so müssen ihre Ränder zunächst frei sein. Der Verschluß erfolgt sekundär durch epitheliale Wucherungen und reißt später durch, indem der Verhornungsprozeß in die Lidspalte eindringt. Eine solche Verwachsung erfolgt auch beim Menschen im 3. und 4. Fötalmonat, zuweilen unter Bildung einer nach außen vorspringenden niedrigen Querleiste, worauf kurz vor der Geburt das Oeffnen der Augen eintritt. Die Lidspalte des Menschen (**701**) ist viel weiter als diejenige der meisten Säuger (**694**), welche nur die Hornhaut frei läßt, während beim Menschen auch ein Teil der Sclera (das Weiße im Auge) sichtbar ist, wodurch das Gesichtsfeld vergrößert wird. Zuweilen liegt auch beim Hund die Sclera etwas frei. Beim Tapir sind die Verhältnisse ungefähr wie beim Menschen, und Elefant und Rind haben sogar eine noch größere Lidspalte.

Die **Nickhaut** (Blinzhaut, drittes Augenlid, Membrana nictitans) ist eine Vertikalfalte der Conjunctiva am inneren Augenwinkel (**694** *n*), der meist ein kleines Knorpelstück eingelagert ist. Sie ist als ein rückgebildetes Organ anzusehen, denn da sie unbeweglich ist, so kann sie nicht, wie bei den Sauropsiden, zur Reinigung des Bulbus beitragen. Wo Rückziehmuskeln des Augapfels vorhanden sind, kann sie sich bei Kontraktion derselben etwas vor das Auge schieben. Wenn sie wie bei Wiederkäuern und beim Kaninchen verhältnismäßig groß ist, so kann sie im extremen Fall fast die Hälfte der Hornhaut bedecken und mildert dann vielleicht bei geschlossenen Augen den Druck der Lider auf diese. Noch größer ist sie bei *Orycteropus*, und hier soll noch die Eigentümlichkeit bestehen, daß der Obliquus inferior sich mit ihr verbindet. Bei Mensch und Affen ist sie sehr stark rückgebildet und erscheint als eine schmale halbmondförmige Falte (Plica semilunaris) nach außen von der Caruncula (**701**), die bedeutungslos zu sein scheint. Bei Affen und Anthropoiden enthält sie ein Knorpelstück, das bei Weißen nur sehr selten beobachtet wird (1 Proz. bei Männern, 0,4 Proz. bei Frauen), während es bei farbigen Rassen häufiger ist (Japaner 20 Proz., Neger 75 Proz.). Der Knorpel wird

bei vielen Säugern begleitet von einem Drüsenstreifen, der eigentlichen Nickhautdrüse (**704** *Ndr*), welche nicht zu verwechseln ist mit der HARDERschen Drüse (*Hds*), die weiter nach hinten liegt, sich aber ebenfalls am Grunde der Nickhauttasche öffnet. Die Nickhaut fehlt bei Walen oder ist höchstens in ganz rudimentärer Form vorhanden. Auch bei Meerschweinchen ist das dritte Lid sehr klein, ohne Knorpel und Nickhautdrüse.

Die Augendrüsen der Säuger sind mannigfaltiger als bei den übrigen Wirbeltieren, und dies trifft auch zu für den Maulwurf trotz seines rückgebildeten Auges. Wir unterscheiden außer den schon geschilderten MEIBOMschen Drüsen der Augenlider: 1) zerstreute (disseminierte) Drüsen; 2) Tränendrüsen verschiedener Art am hinteren äußeren Augenwinkel; 3) die Nickhautdrüse und die HARDERsche Drüse am vorderen, inneren Augenwinkel (**703**).

1. Kleine zerstreute alveoläre Drüsen, z. B. die sog. KRAUSEschen Drüsen am oberen und unteren Fornix, am Lidrand und an der Karunkel des Menschen. Zahlreiche Drüsen ähnlicher Art sitzen am Lidrand des Elefanten, wo sie wohl ein fettiges Sekret absondern und die MEIBOMschen Drüsen ersetzen. Aehnliche Drüsen auch bei Walen, Sirenen und gewissen Robben. Bei *Hyperoodon* nehmen sie sogar am lateralen Augenwinkel die Stelle der Tränendrüse ein, liefern aber ein fettiges Sekret.

2. Drüsen des hinteren äußeren Augenwinkels.

a) Die Tränendrüse, Glandula lacrimalis, am lateralen Augenwinkel im Bereiche des oberen Lids. Sie sieht frisch rötlich aus, hat einen tubulo-alveolären oder auch wohl acinösen Bau und mündet durch eine Anzahl zarter Ausführgänge in der Nähe des Fornix aus. Die wäßrige, etwas fetthaltige Tränenflüssigkeit fließt über den Bulbus hinüber, hält ihn feucht und schwemmt auch wohl kleine Schmutzteilchen fort. Der Abfluß erfolgt durch den Tränennasengang (**704** *Trg* Ductus nasolacrimalis), welcher zu beiden Seiten der Karunkel am oberen und unteren Lid mit je einer Oeffnung, den Tränenpunkten (Puncta lacrimalia) beginnt. Diese führen in zwei Tränenröhrchen (Canaliculi), welche sich bald vereinigen und unter Bildung des Tränensacks (Saccus lacrimalis) in den häutigen Tränenkanal fortsetzen, welcher in die Nase eintritt und in der Nähe des äußeren Nasenlochs ausmündet (**701, 705**). Er verläuft beim Menschen von oben nach unten, bei den übrigen Säugern von hinten nach vorn. Bei Hunden und Schweinen verwächst der Gang sehr häufig unter der unteren Nasenmuschel bald nach der Geburt mit der Nasenschleimhaut, und es entsteht dadurch eine kurze Unterbrechung des Ganges, der dadurch eine hintere Oeffnung zu der vorderen erhält. Beim Pferd wird der Tränenkanal von Lymphfollikeln umlagert, und es münden zusammengesetzte acinöse Schleimdrüsen in ihn ein. Die Tränendrüse der Säuger ist ursprünglich einheitlich, wenngleich sie aus vielen kleinen Lappen besteht, die durch Bindegewebe zusammengehalten werden. So beim Kaninchen, wo sie klein ist und mit 2 bis 5 Ausführgängen ausmündet; ferner beim Schwein, dessen Tränendrüse eine Schleimdrüse ist. Beim Rind zerfällt sie in eine obere und eine untere Portion, die aber noch meist durch Bindegewebe zu einer Masse verbunden werden. Beim Menschen (**701**) ist die Sonderung viel schärfer ausgeprägt. Die Glandula lacrimalis superior ist ungefähr 20 mm lang und liegt über der inferior, welche kleiner

ist und sich fast bis zum lateralen Augenwinkel erstreckt. Die obere Drüse hat 3—5 zarte Ausführgänge, welche die untere durchbohren und von ihr Gänge aufnehmen, welche aber außerdem noch 3 - 9 eigene Ausführröhrchen besitzt. Die Tränenflüssigkeit enthält 98 Proz. Wasser, 1,25 Proz. NaCl und Spuren von Eiweiß und Fett. Ein Weinen, d. h. eine so starke Sekretion, daß sie auf dem natürlichen Wege nicht abgeleitet werden kann und daher aus der Lidspalte hervorquillt, kommt nur beim Menschen vor, ist also eine phyletische Neuerwerbung. So ist es zu verstehen, daß Neugeborene etwa bis zur 6. Woche nicht

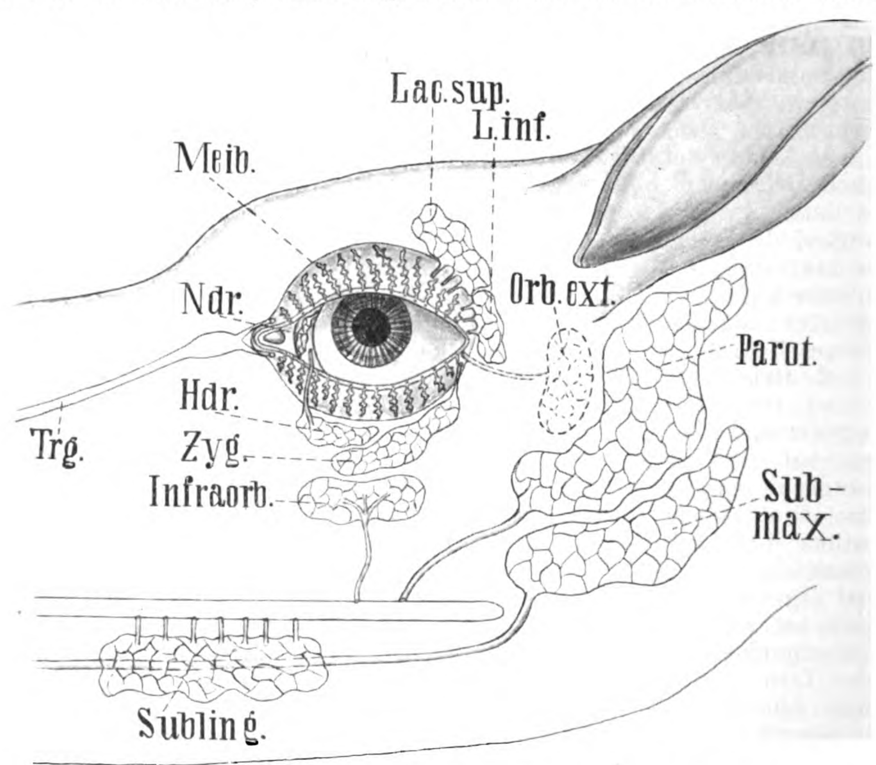


Fig. 704. Schema der Augen- und Speicheldrüsen eines Säugers. *Meib* MEIBOMsche Drüsen in den Lidern. *Lac. sup., inf.* obere, untere Tränendrüse, *Orb. ext* Orbitalis externa; sie ist punktiert eingetragen, weil sie nicht gleichzeitig mit den Tränendrüsen vorkommt. *Parot* Glandula parotis, Ohrspeicheldrüse, *Submax* Gl .submaxillaris, Unterkieferspeicheldrüse. *Subling* Gl. sublingualis Unterzungenspeicheldrüse, *Ndr* Nickhautdrüse, *Hdr* HARDERsche Drüse, *Zyg* Gl. zygomatica (infraorbitalis oculi), *Infr* Gl. infraorbitalis buccalis, *Trg* Tränengang. Orig.

weinen können, obwohl die Drüse schon normal ausgebildet ist, und der Nervus lacrimalis markhaltige Fasern hat. Die Ausbildung der zentralen Partien muß also noch nicht entwickelt sein. Gewisse Veränderungen erfährt die Tränendrüse mancher Wassersäuger. Bei den Robben ist sie klein. Sie findet sich bei den Embryonen der Barten- und Zahnwale, während sie bei ausgewachsenen Tieren fehlt. Letzteres gilt auch für *Manatus latirostris*. Sie fehlt aber auch bei einigen Landsäugern (Ratten, Mäusen) und wird dann ersetzt durch die äußere

Augendrüse. Der Canalis nasolacrimalis fehlt nicht nur den Wassersäugern (Robben, Walen, Seekühen, Nilpferd), sondern merkwürdigerweise auch *Dicotyles*, während er bei *Sus* (s. oben) vorhanden ist.

b) Jochbogen-Tränendrüse, Glandula infraorbitalis oculi seu zygomatica (**704** *Zyg*). Diese Drüse ist häufig mit der unteren Portion der Tränendrüse zusammengeworfen worden, da sie in nächster Nähe derselben liegt und auch ein wäßriges Sekret erzeugt. Sie mündet aber am unteren Augenlid und liegt nach innen vom Jochbogen, wird auch selbständig am unteren hinteren Conjunctivalsack angelegt, so daß sie als eine besondere dritte Tränendrüse zu gelten hat. Mit der weiter ventral liegenden, in die Mundhöhle mündenden Glandula infraorbitalis buccalis hat sie nichts zu tun, obwohl beim Kaninchen beide dicht nebeneinander liegen. Die Jochbogen-Tränendrüse ist bekannt von Rind, Igel, Kaninchen, Ratten, Mäusen und anderen Nagern. Beim Kaninchen, wo sie auch wohl untere Tränendrüse genannt wird, verläuft sie vom hinteren Rand des unteren Augenlids, wo sie ausmündet, unter dem Auge nach vorn und noch ein Stück über dieses hinaus, wobei sie anfangs sehr schmal ist und allmählich nach vorn zu breiter wird. Das dünne Ende gibt noch einen kleinen Nebenlappen nach hinten zu ab. Die dritte Tränendrüse hat meist nur einen Ausführgang, beim Kalb zuweilen einen zweiten, beim Meerschweinchen vereinigt sich der Gang mit demjenigen der eigentlichen Tränendrüse und bei der weißen Ratte und der Maus mit demjenigen der Orbitalis externa.

c) Die äußere Augendrüse, Glandula orbitalis **externa** seu praeparotidea, ist eine verhältnismäßig große Drüse, welche bis jetzt nur bei *Mus rattus*, *decumanus* und *musculus*, bei *Arvicola agrestis* und beim Maulwurf beobachtet worden ist und bei ihnen die fehlende Tränendrüse ersetzt. Sie liegt als ziemlich kompakte, rundliche Masse vor und unter der Basis der Ohrmuschel, dicht vor der Parotis oder bei *Arvicola* über ihr. Nur beim Maulwurf ist sie bandartig und zerfällt in eine vordere und eine hintere Portion. Die Zahl der Ausführgänge ist verschieden, einer bei Maulwurf und Maus, 2 bei *Arvicola*, welche noch Nebenlappen tragen, 2–5 bei der weißen Ratte, welche sich zu einem Gang vereinigen, der bei allen diesen Nagern mit dem Ausführgang der Zygomatica verschmilzt. Die Ausmündung erfolgt im Bereiche des unteren Augenlids. Diese Drüse kann nicht als eine nach hinten gewanderte Tränendrüse angesehen werden, da sie von andern Blutgefäßen und Nerven versorgt wird.

3. Drüsen des vorderen inneren Augenwinkels. Hier liegen zwei Drüsen, eine vordere kleinere, die Nickhautdrüse, und eine hintere größere, die HARDERsche Drüse, welche beide meist auf der bulbären Seite des dritten Lids ausmünden. Die Nickhautdrüse hat ein mehr wäßriges Sekret und gleicht in dieser Hinsicht der Tränendrüse, die HARDERsche Drüse ein mehr öliges. Die Nickhautdrüse liegt in der Tiefe des dritten Lids, während die viel größere HARDERsche Drüse sich außerhalb desselben ausbreitet an der vorderen und unteren Wand der Orbita und sich oft so tief in diese hinein erstreckt, daß das Auge auf ihr wie auf einem Kissen ruht. Die Nickhautdrüse pflegt frisch hellrot auszusehen, während die HARDERsche dunkler erscheint. Zuweilen ist von den beiden Drüsen nur eine vorhanden: so fehlt die HARDERsche bei Mensch und Affen, ferner bei Elefant

Pferd, Schaf, Rind, Hund und Katze, während die Nickhautdrüse beim Meerschweinchen und der weißen Maus vermißt wird. Histologisch sind beide Drüsen bei schwacher Vergrößerung nicht immer scharf zu trennen, obwohl die Nickhautdrüse mehr dem tubulösen, die HARDERsche dem acinösen Typus zuneigt. Die Nickhautdrüse umgibt die äußere, zuweilen auch die innere Fläche des Knorpels, welcher bei den meisten Säugern vorhanden ist und aus der Nickhaut herausragt. Sie ergießt ihr Sekret durch zwei oder mehr Ausführgänge an der Innenfläche der Falte. Beim Schwein soll die Nickhautdrüse ein schleimiges Sekret absondern. Beim Rind läuft die $5^1/_2$ cm lange Nickhautdrüse hinten in einen dunkler gefärbten Anhang aus, welcher wohl mit Unrecht als HARDERsche Drüse gedeutet worden ist, denn sein Ausführgang steht auch mit der übrigen Drüse im Zusammenhang. Die HARDERsche Drüse der Säuger hat nur einen Ausführgang, welcher neben der Nickhautdrüse verläuft und an der Innenseite oder auch bei Igel, Meerschweinchen, Maus, Kaninchen an der Außenseite der Nickhaut sich öffnet. Beim Schwein wird die HARDERsche Drüse von einem bindegewebigen Sack, welcher einen Blutsinus umschließt, umgeben. Die HARDERsche Drüse des Kaninchens ist dadurch ausgezeichnet, daß sie aus einem größeren rötlichen unteren und äußeren Lappen und einem kleineren weißen, welcher mehr oben und innen liegt, zusammengesetzt ist. Die Zellen der rötlichen Portion enthalten große Fettkugeln, diejenigen der weißen kleine Tröpfchen, welche nicht fettig zu sein scheinen. Da eine eigentliche Nickhautdrüse fehlt, so ist sie vielleicht in die eine Portion der HARDERschen umgewandelt. Da Wassertieren nur ein öliges Sekret von Nutzen sein kann, so ist die HARDERsche Drüse besonders stark entwickelt bei *Lutra, Hippopotamus*, Walen und Robben. *Megaptera*-Embryonen besitzen zwischen HARDERscher und Tränendrüse einen Streifen von subconjunctivalen Drüsen. Beim Maulwurf (**708**) ist die HARDERsche Drüse klein und liegt außerhalb der Augenhöhle, neben dem Vorderende der Orbitalis externa.

Die Augenmuskeln

(**705, 706, 707**) der Säuger entsprechen im allgemeinen dem Verhalten der übrigen Wirbeltiere, besitzen aber einige Besonderheiten. Zunächst entspringen sie alle, mit Ausnahme des unteren schiefen Muskels, aus der Tiefe der Orbita, indem sie dicht zusammengedrängt um das Foramen opticum wurzeln. Dies gilt auch für den Heber des oberen Augen-

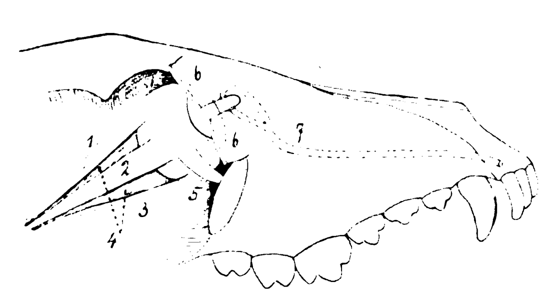


Fig. **705**. Auge eines Hundes in der seitlich geöffneten Augenhöhle, deren mediale Hälfte dargestellt ist. *1, 2, 3* Musc. rectus superior, lateralis, inferior. *4* Musc. retractor bulbi, *5* Musc. obliquus inferior, *6* Augenlid, *7* Tränen-Nasengang, welcher mit zwei Tränenröhrchen beginnt. Nach WEBER.

lids (Levator palpebrae superioris), dessen langer Bauch über den oberen geraden Muskel verläuft. Besonders eigentümlich ist



das Verhalten des Obliquus superior (**706** *Os*), welcher hier zu einem langen Muskel geworden ist, aber mit seiner distalen Sehne noch dieselbe Lage besitzt, die der ganze Muskel bei den übrigen Wirbeltieren zeigt; diese Sehne verläuft nämlich von der Anheftungsstelle unter dem Rectus superior (*Rs*) parallel der Haut zur Orbita, befestigt sich an dieser durch eine kleine Knorpelschlinge (Trochlea) und erstreckt sich darauf, im rechten Winkel umbiegend, als langer Muskel bis zum Hintergrund der Augenhöhle. Die Entstehungsweise dieser Trochlea (Rolle) läßt sich bei den Monotremen verfolgen. Bei *Echidna* nämlich zerfällt der Muskel in eine vordere kurze Portion,

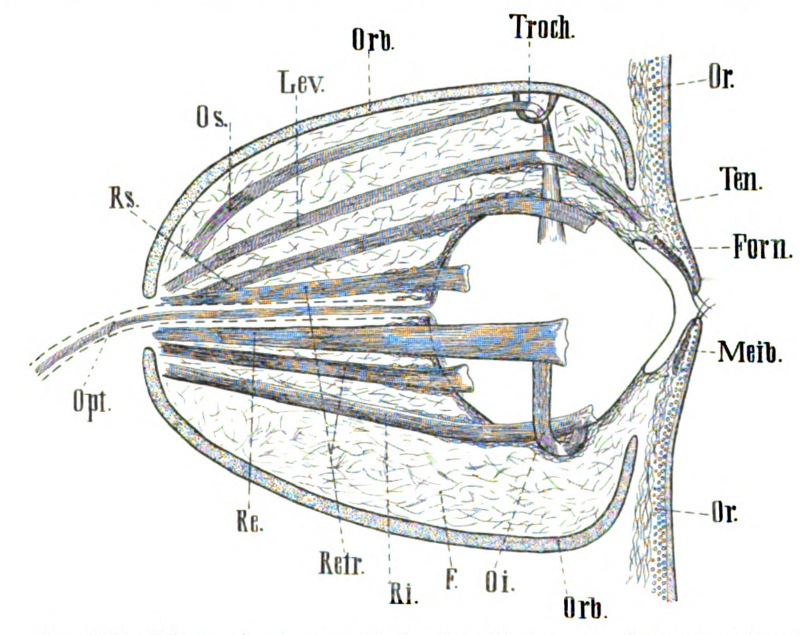


Fig. **706**. Schema der Augenmuskeln eines Säugers, von der Außenseite gesehen. *Orb* Orbita, *Troch* Trochlea, *Os*, *Oi* Obliquus superior, inferior, *Rs*, *Re*, *Ri* Rectus superior, externus, inferior, *Retr* Retractores bulbi, *Opt* Opticus, *Or* Musc. orbicularis, *Ten* TENONsche Kapsel, *Forn* Fornix (hinterster Winkel des Conjunctivalsacks), *F* Fettmasse in der Orbita, *Lev* Levator des oberen Lids. Orig.

welche sich vorn an der Orbita anheftet und in eine längere hintere; da diese sich wegen des beschränkten Raumes nicht in gerader Richtung verlängern kann, so biegt sie sich im Winkel nach hinten und wird an der Knickungsstelle durch einen Sehnenstreifen festgehalten, womit im Prinzip die Einrichtung einer Rolle gegeben ist. Bei *Ornithorhynchus* ist die Strecke vom Bulbus bis zur Trochlea sehnig, während die hintere Portion muskulös ist und sich noch etwas weiter als bei *Echidna* nach hinten ausdehnt. Die übrigen Säuger verlängern den Muskel soweit wie möglich, bis zur Ursprungsstelle der Recti, um das Auge möglichst ausgiebig drehen zu können. Ein Retractor bulbi (*Retr*) ist bei den meisten Säugern stark entwickelt und liegt nach innen vom Muskelkegel der Recti, um den Opticus herum. Er ist anzusehen als ein abgespaltener Teil des Rectus externus (*Re*), da er wie dieser vom Nervus abducens versorgt wird. Bei Wieder-

käuern, Carnivoren und vielen andern Säugern hat er sich in vier Bündel geteilt, welche den Intervallen der Recti entsprechen. Der Retractor fehlt bei *Orycteropus, Pteropus,* Primaten und Menschen. Bei *Macacus rhesus* und *Nemestrinus nemestrinus* unter den Affen sind noch Rudimente des Rückziehers beobachtet worden, und diese treten sehr selten auch beim Menschen auf, zuweilen kombiniert mit den Resten einer HARDERschen Drüse und eines Knorpels in der Plica semilunaris. Erinnern wir uns (s. S. 675), daß bei Amphibien und

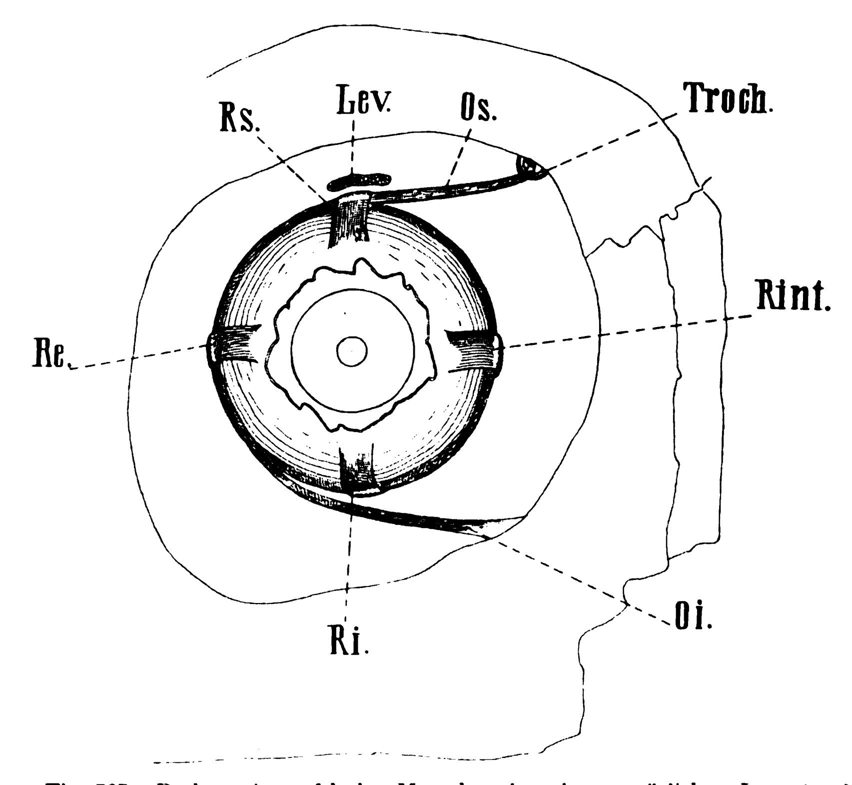


Fig. 707. Rechter Augapfel des Menschen in seiner natürlichen Lage in der Augenhöhle von vorn gesehen, nach MERKEL und KALLIUS. *Rint.* Rectus internus. Sonst wie 706.

Reptilien der Nickhautmuskel sich vom Retractor ableitet, so ist anzunehmen, daß dies auch für die Vorfahren der Säuger galt, und daß daher eine Rückbildung der Nickhaut Hand in Hand ging mit einer solchen des Rückziehers. Dies konnte um so eher eintreten, als auch die vier Recti imstande sind, den Augapfel zurückzuziehen. Selbst wenn die Nickhaut verhältnismäßig stark ausgebildet ist (Kaninchen), entbehrt sie eines besonderen Muskels. Sind die Retractorbündel, wie bei den Walen, stark entwickelt, so bilden sie einen dicken Muskeltrichter (Musculus choanoides) um den Nerven herum. Bei einigen Säugern spaltet der Rectus inferior einen Herabzieher des unteren Lids (Depressor palpebrae inferioris) ab. Bei Wassersäugern

(Cetaceen, *Lutra,* Robben) gibt sogar jeder Rectus eine Portion für das Lid ab.

Um die Wirkungsweise der Augenmuskeln zu verstehen, ist zu berücksichtigen, daß das Auge durch eine fast den ganzen Bulbus umhüllende Fascie, die TENONsche Kapsel (**706** *Ten*), an die äußere Haut und den Rand der Orbita angeheftet ist, die sich auch auf die Muskeln überschlägt. Es liegt daher fest und kann nur um seine Mitte gedreht werden, um die Blickrichtung verschieden einzustellen. Dabei wird das Auge auch von hinten durch das fettige Bindegewebe, welches die ganze Orbita erfüllt, gestützt und tritt erst weiter nach innen, wenn dieses durch Krankheit oder Alter stark rückgebildet ist. Die Obliqui rollen das Auge um seine Längsachse (**707**). Beim Menschen sind beide Augen so assoziiert, daß sie stets dieselben Bewegungen ausführen, wobei auch meist der Kopf gleichsinnig bewegt wird. Diese Assoziation ist im zentralen Nervensystem begründet, erfolgt daher auch, wenn das eine Auge erblindet ist und beim Augenzittern (Nystagmus). Die Innervierung erfolgt in der üblichen Weise: Obliquus superior durch N. trochlearis, Rectus externus und Retractor durch N. abducens, Rectus superior durch den dorsalen Zweig des Oculomotorius, Rectus inferior, Rectus internus und Obliquus inferior durch den ventralen Zweig, die äußeren Augenmuskeln durch den N. facialis. Endlich sei hier noch daran erinnert, daß die Augennerven der Säuger sich von allen übrigen Wirbeltieren durch ihre unvollständige Kreuzung unterscheiden. Ein Teil der Fasern bleibt auf derselben Seite (vgl. I, S. 583), und zwar trifft dies besonders für die binocular sehenden Primaten zu, weniger für Hund und Katze und noch weniger für die niederen Säuger (Nager). Wahrscheinlich spalten sich die Fasern an der Kreuzungsstelle in zwei Aeste, welche links und rechts die einander entsprechenden Netzhautstellen versorgen. So erklärt es sich, daß beim Menschen Durchschneidung des linken Augennerven Blindheit auf der linken Hälfte beider Augen zur Folge hat.

Rudimentäre Säugeraugen.

Talpa europaea. Die sehr flache Orbitalhöhle wird von viel Bindegewebe und Fett erfüllt, und auf dieser Masse ruht wie auf einem Polster das sehr kleine und sehr variable Auge, welches als eine auf embryonaler Stufe stehen gebliebene Hemmungsbildung anzusehen ist. Dasselbe hat meist die Form eines Ellipsoids, an dessen vorderem Pole die Cornea (**709**) häufig stark kegelförmig vorspringt. Die Länge (Augentiefe) schwankt bei erwachsenen Tieren zwischen 0,6 und 1 mm, und beide Augen liegen oft verschieden weit vom Oberkieferende entfernt, und zwar meist das linke weiter nach hinten als das rechte. Das obere und untere Lid zeigen meist das gewöhnliche Verhalten mit Tarsus und MEIBOMschen Drüsen, jedoch kann der Tarsus fehlen. Es fehlen auch die typischen Lidmuskeln, doch strahlen von hinten her Muskeln in die Lider und bewirken, daß bald die Lidspalte, bald der verwachsene Teil der Lider vor der Cornea liegt. Sie entsprechen wohl wie bei Wassersäugern abgespaltenen Portionen der Recti. In sehr seltenen Fällen bleibt die embryonale Verwachsung der Lider bestehen, ein Zustand, der bei der südeuropäischen *Talpa coeca* normal ist, bei der aber auch Individuen mit sehr kleiner Lidspalte vorkommen.

Die Verwachsungshaut ist sehr dünn und besitzt zuweilen noch einzelne Haare auf der Innenfläche. Von Augendrüsen ist eine große Orbitalis externa (**708** *O.e*), die am äußeren Augenwinkel ausmündet, und eine sich ihr anschmiegende kleine Drüse (*H*) vorhanden, die am inneren Winkel ausmündet und daher wohl der HARDERschen entspricht. Die mit *G.a* bezeichneten accessorischen Drüschen können als Reste einer Tränendrüse gedeutet werden. Die sechs Augenmuskeln sind vorhanden,

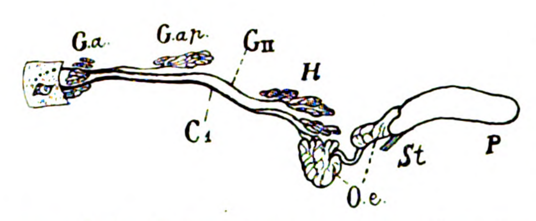


Fig. 708. Schema der Augendrüsen des Maulwurfs nach LOEWENTHAL. *O.e* Orbitalis externa, deren äußerer Lappen sich der Parotis (*P*) anschmiegt. *St* STENOscher Ausführgang der letzteren. C_1 Ausführgang der Orbitalis externa. *H* HARDERsche Drüse. C_{II} deren Ausführgang, der sich mit einer accessorischen Drüse (*G.ap*) verbindet und am inneren Augenwinkel ausmündet. *G.a* andere accessorische Drüse, die nach ihrer Lage einer Tränendrüse entspricht.

erscheinen aber teils quergestreift, teils glatt, eine Erscheinung, die wir in ähnlicher Weise auch bei *Petromyzon* als Zeichen der Rückbildung kennen lernten. Sclera und Chorioidea gehen ineinander über, und letztere ist sehr pigmentarm. Die Cornea (**709**) ist dick, und die Epidermis ist an der Oberfläche verhornt. Das Ligamentum pectinatum ist in Form feinster Fäden vorhanden. Die Linse bleibt auf embryonaler Stufe stehen, indem die Zellen der Hinterwand zwar vorübergehend zu Fasern auswachsen, jedoch ohne Anordnung zu Radiärlamellen, sich später aber wieder in rundliche und birnförmige Zellen umwandeln. Dabei ist die Form der Linse sehr variabel. Die Iris enthält Pigment und glatte Muskelfasern, doch finde ich keine Angaben darüber, daß ein deutlicher Sphinkter und Dilatator ausgebildet sind. Der Ciliarkörper weist schwach entwickelte Falten und einen Ciliarmuskel mit Längsfasern auf; Ringfasern scheinen zu fehlen. Die Retina ist, wie bei allen Embryonalaugen, ungewöhnlich dick ($^1/_6$ des Augendurchmessers), ist aber sonst ziemlich normal. Neben vielen Stäbchen kommen auch einzelne, von manchen Forschern geleugnete Zapfen vor. Der Embryonalzustand spricht sich darin aus, daß die Arteria centralis nicht nur zahlreiche Zweige direkt an die Retina abgibt, sondern sich dauernd durch den Glaskörper hindurch bis zur Linse fortsetzt.

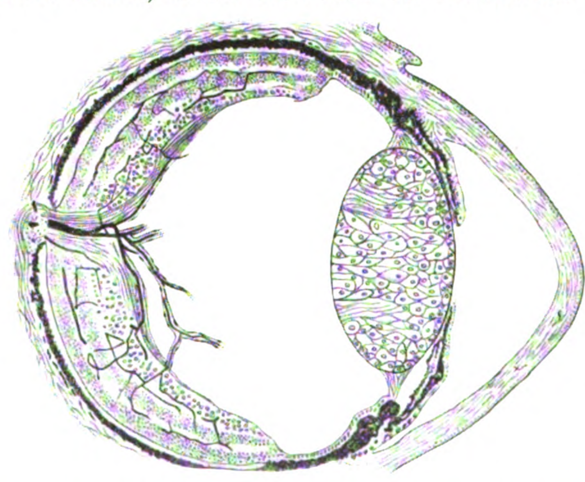
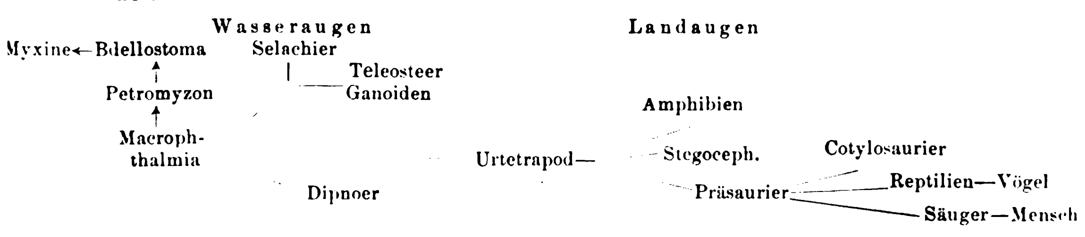


Fig. 709. Schnitt durch das Maulwurfsauge nach HESS.

Beim amerikanischen Wassermaulwurf, *Squalops aquaticus,* bei *Chrysochloris* und ganz besonders bei dem in der Erde grabenden Beutler *Notoryctes typhlops* sind die Augen noch stärker rückgebildet als bei *Talpa.* Bei *Squalops* liegen die Augen tief unter der Haut, und die Lider sind bis auf eine mikroskopische, nicht in der Sehrichtung liegende Röhre geschlossen. Sechs Muskeln sind vorhanden. Die Retina ist sehr dick, aber noch ziemlich normal und mit Stäbchen und Zapfen versehen. Linse und übrige Teile ähneln *Talpa.* Das Auge kann wegen seiner Lage wohl nur hell und dunkel unterscheiden. *Chrysochloris hottentotta* und *asiatica* zeigen das winzige Auge unter der Haut und allseitig umgeben von einem Conjunctivalsack, der mit einer nicht in der Sehachse liegenden Röhre ausmündet, aber am Grunde mit einer großen Tränendrüse versehen ist. Augenmuskeln fehlen. Die Linse ist zu einem unregelmäßigen Zellhaufen reduziert. Retina dick und ziemlich normal. Bei *Notoryctes* liegt das stark rückgebildete, nicht mehr sehfähige Auge tief in der Schläfenmuskulatur versteckt. Die Disharmonie der Teile zeigt sich sehr deutlich in der großen Tränendrüse, die in einen vorn blind geschlossenen Conjunctivalsack mündet, in den am hinteren Bulbusende liegenden Muskeln und in dem Fehlen einer Linse, deren Stelle von dicken Pigmentmassen eingenommen wird. Die Retina ist ohne deutliche Schichtung und der Opticus nur in Spuren vorhanden.

10. Die phylogenetische Entwicklung des Wirbeltierauges.

Unser Auge ist ein so wundervolles Organ, eine solche Quelle der Freude und des Genusses und für die Erhaltung unseres Lebens so wichtig, daß es einen großen Reiz gewährt, zu verfolgen, auf welchem Wege die Natur dieses Ziel erreicht hat. Das erste Auftreten der paarigen Sehorgane der Wirbeltiere ist in ein Dunkel gehüllt, auf das auch die Ontogenie nur sehr spärliches Licht wirft. Die verschiedenen Theorien, die hierüber aufgestellt sind, werden uns weiter unten beschäftigen. Die Ontogenie (**605, 606**) lehrt, daß das Auge ein nach außen verlagerter Teil des Gehirns ist, welcher eine Becherform annahm, indem die äußere Haut eine Linse abschnürte und in die Augenanlage einpreßte. Würde man auf Grund der vergleichenden Anatomie des Auges einen Stammbaum der Wirbeltiere entwerfen, so würde er unter Hinzufügung der hypothetischen Gruppen etwa so ausfallen:



Dieser Stammbaum entspricht den schon früher (I S. 573, II S. 188, 199, 355) von uns vertretenen Anschauungen und läßt auch die verschiedene Organisationshöhe des Auges innerhalb der verschiedenen Klassen (von links nach rechts ansteigend) erkennen. Danach steht das Auge der Säuger etwas hinter dem der Vögel zurück, da bei jenen das Geruchsorgan so entwickelt ist, daß es in erster Linie zur Orien-

tierung dient. Die Vögel sind „Augentiere“, die Säuger überwiegend „Nasentiere“. Eine Ausnahme macht der Mensch, der durch sein hochstehendes Gehirn sein Sehorgan mehr wie jedes andere Geschöpf auszunutzen weiß. Summa summarum halte ich das menschliche Auge für leistungsfähiger als irgendein anderes, da es binocular arbeitet. das Sehen der Bewegungen, Entfernungen, Formen und Farben gleichmäßig beherrscht und über eine erhebliche Akkommodationsbreite verfügt. Der Stammbaum zeigt deutlich den Gegensatz zwischen Wasser- und Landaugen und läßt erkennen, daß die Säuger sich sehr früh von einer Gruppe abgespalten haben, welche zugleich den Urahnen der Amphibien und Reptilien nahe stand. Der erwachsene *Petromyzon* (**610**) und noch mehr die großäugige *Macrophthalmia*-Larve von *Geotria* (**611 A**) geben uns ein Bild von dem Auge der Stammform der Wirbeltiere, obwohl es bei *Petromyzon* in seiner Kleinheit, der sehr dicken Retina und dem Linsenspalt deutliche Spuren einer beginnenden Rudimentation durch Stehenbleiben auf embryonaler Stufe zeigt und in dem völligen Verschluß der Augenspalte sogar ein progressives Merkmal erkennen läßt, das bei der Stammform gefehlt haben muß. Die angebliche Lage der Linse hinter der Iris halte ich für irrig. Bei *Ammocoetes* (**609**) liegt sie noch näher der Haut und bei *Macrophthalmia* scheint sie die typische Lage eines Wasserauges zu haben, indem sie sich durch die Pupille fast an die Cornea schiebt. Da die Linse aus der Haut entsteht, muß sie ursprünglich dicht hinter dieser gelegen haben. Dazu kommen einige früher (S. 626 ff.) geschilderte eigenartige Verhältnisse. Immerhin liegt bei *Petromyzon* ein Wasserauge einfachster Art mit sehr großer kugliger Linse und großer flacher Cornea vor; Stäbchen und Zapfen haben sich noch nicht gesondert, der Ciliarkörper ist kaum angedeutet, der Glaskörper besitzt keine Gefäße. Die sechs Augenmuskeln sind schon ausgebildet. Das Auge der Stammform wird sich von demjenigen von *Petromyzon* dadurch unterschieden haben, daß eine dauernd offene Augenspalte vorhanden war. Der nächste Schritt bestand darin, daß in der Sclera eine Knorpelschicht sich bildete, in der Iris sich ein Sphincter und ein Dilatator entwickelte, in der Retina die Differenzierung in Stäbchen und Zapfen erfolgte, Blutgefäße in der Membrana hyaloidea und eine ringförmige Lidfalte auftraten. Wahrscheinlich trat auch früh ein Vorstadium der späteren Akkommodationseinrichtungen auf, etwa eine durch die Retinaspalte vorgeschobene Bindegewebspapille mit kleinem Linsenmuskel. Das Auge von *Protopterus* (**640**) ist ungefähr auf dieser Stufe stehen geblieben, wenn wir von der Schutzbrille der Cornea und der hinter die Iris gerückten Linse absehen. Die Weiterentwicklung erfolgt in etwas anderer Weise bei den Selachiern als bei Ganoiden und Knochenfischen. Die ersteren (**615—622**) erwerben einen wohlausgebildeten Ciliarkörper mit zahlreichen Falten zum Festhalten der Linse und ein dorsales Suspensorium lentis, während ventral durch die fötale Augenspalte ein kleiner Bindegewebspfropf eindringt und als Stütze für einen zarten Linsenmuskel dient, der aus Epithelzellen des Ciliarkörpers hervorgeht. Die Linse behält ihre Lage dicht unter der Hornhaut bei, um auch die seitlich einfallenden Lichtstrahlen verwerten zu können. Bei vielen Arten verdickt sich der Scleralknorpel erheblich, ein Tapetum lucidum kommt hinzu und die ringförmige Lidfalte differenziert sich zu einem oberen und unteren Lid und zu einer Nickhaut. Für die Knochenfische (**623**) ist charakteristisch die sehr eigenartige Umbildung des

Bindegewebes der Retinalspalte zu dem Processus falciformis und die Weiterentwicklung des bis dahin kleinen Linsenmuskels zur Campanula Halleri, also der Erwerb einer echten Akkommodationseinrichtung. Die Linse behält wie bei den Haien eine durch die Pupille nach außen vorgeschobene Lage. Für einen besseren Lichtabschluß sorgt das Auftreten einer Argentea, für die ergiebigere Ernährung das Wundernetz des Chorioidealkörpers und für eine stärkere Befestigung der Iris das Ligamentum pectinatum. Die neben dem Scleralknorpel häufig auftretenden Knochenstücke verstärken die Festigkeit des Bulbus in Anpassung an den Zug der Muskeln und den Druck des Wassers und erhöhen dadurch die Beweglichkeit des Augapfels.

Der Uebergang zum Landleben bedingt wie bei fast allen Organen so auch am Auge tiefgreifende Veränderungen. Wegen der leichteren Verletzbarkeit des Sehorgans wird ein oberes und ein unteres bewegliches Lid zu einer ständigen Einrichtung. Dadurch wird die Ausdehnung der Cornea zwar eingeengt, aber dieser Nachteil wird reichlich aufgewogen durch den Schutz gegen zu grelles Licht, Verschmutzung und Verletzungen. Noch wichtiger ist eine Aenderung der Lage, Größe und Form der Linse. Die Fische sind leicht kurzsichtig und haben wegen der Lichtabsorption des Wassers eine sehr große, kugelrunde und sehr harte Linse, die viel Licht sammelt und es sehr stark bricht. Da auf dem Lande die Hornhautbrechung zu der Linsenbrechung hinzukommt, würde das Tier hochgradig kurzsichtig sein. So erfolgen im Laufe der Phylogenie drei Veränderungen: die Linse rückt hinter die Iris, wird kleiner und damit flacher und weicher, um das Auge fernsichtig zu machen (vgl. S. 673). Zum Ersatz der fehlenden Periskopie wird der Kopf beweglich durch Ausbildung eines Halses. Durch den Druck der Lider bei gleichzeitigem Zurückweichen der Linse gegen die Retina mußte die Cornea sich vorwölben und konnte einen Teil der Refraktion übernehmen. Die Linse wurde gleichsam entlastet und konnte kleiner werden, denn sie braucht nur etwas größer als die Pupille bei maximaler Oeffnung zu sein, um alle Strahlen aufzufangen. Alle Randstrahlen werden nun abgeblendet und keine Strahlen können durch einen aphakischen Raum (so nennt man einen bei manchen Fischen vorhandenen Spalt zwischen Linse und Iris) eindringen und die Empfindlichkeit der Netzhaut herabsetzen. Die Linse gibt die Kugelgestalt auf (nimmt sie freilich sekundär als Wasseranpassung wieder häufig an, **674**, **678**), was den großen Vorteil mit sich bringt, daß ihre Substanz weicher, leichter und von veränderlicher Form sein kann. Indem auf dieser Stufe ein Ciliarmuskel an der Peripherie des Corpus ciliare hinzukommt, ist die Grundlage geschaffen für die viel ausgiebigere Akkommodation durch Gestaltveränderung der Linse, wie wir sie bei Sauropsiden und Säugern beobachten. Der Aufhängeapparat der Linse vervollkommnet sich durch die Ausbildung der Zinnschen Fasern. Mit der stärkeren Verletzbarkeit der Augen hängt wohl das Auftreten eines Retractor bulbi zusammen. Da auf dem Lande das Auge nicht mehr von Wasser umspült wird, entwickeln sich Augendrüsen, um die Hornhaut feucht zu halten, was dann weiter die Ausbildung eines Tränennasenganges notwendig macht. Dieser geht naturgemäß aus der embryonalen Hautfurche hervor, die zwischen Wange und Oberkieferfortsatz verläuft (**307**) und vorn in die Nasengrube ausmündet. Daher der Abfluß der Tränen in die Nase. So stehen alle Eigenschaften des Landauges im inneren Zusammen-



hange und werden bedingt durch den **Aufenthalt** außerhalb des Wassers.

Diese Umgestaltung des Sehorgans ergibt sich deutlich bei einem Vergleich der Augen der Dipnoer (**640**) mit denen der **Amphibien** (**641**), bei welchen infolge der „amphibischen" Lebensweise sich zunächst noch manche ursprüngliche Verhältnisse erhalten. So behalten die Perennibranchiaten die kuglige große Linse (**643**), und sie besitzen noch keine Lider. Alle Urodelen entbehren noch der Ciliarfalten, in der Augenspalte erhält sich ein bindegewebiger Pfropf (**647**) mit einem als Protractor dienenden kleinen Linsenmuskel, und die Augendrüsen zeigen sich in sehr primitiver Form. Bei den Anuren entwickeln sich diese zur HARDERschen Drüse, es treten Ciliarfalten (**648**) auf, der Linsenmuskel verschwindet, wird aber ersetzt durch einen neuen in demselben Sinne wirkenden, dorsal und ventral auftretenden Muskel (**649** *Mr*); das bis dahin herrschende Prinzip der Akkommodation durch Ortsveränderung der Linse wird also noch beibehalten, obwohl bei allen Amphibien schon ein zarter Tensor chorioideae vorhanden ist, welcher nach seiner Lage dem Ciliarmuskel der Amnioten entspricht (*Mtc*, *Mtm*), und von dem ich bis zum Beweise des Gegenteils annehme, daß er auch wie dieser wirkt. Ist diese Hypothese richtig, dann zeigen die Amphibien zwei Akkommodationsmethoden, die ursprüngliche der Fische (Veränderung der Lage der Linse) und die der Landwirbeltiere (Entspannung der ZINNschen Fasern). Sie bilden also in dieser Beziehung einen interessanten Uebergang.

Erst bei den Amnioten zeigt sich der Gegensatz zwischen Land- und Wasserauge in voller Schärfe. Hier tritt zuerst eine echte Nickhaut auf (**653**), denn das gleichnamige Gebilde der Anuren (**650**) ist eine nur analoge Bildung eigener Art. Die Augendrüsen differenzieren sich zu zwei verschiedenen Apparaten, in die HARDERsche Drüse am vorderen nasalen Augenwinkel mit fettigem Sekret und in die Tränendrüse am hinteren temporalen Winkel mit wässeriger Ausscheidung. Dabei schlagen die **Sauropsiden** andere Entwicklungswege ein als die Säuger. Für jene ist charakteristisch der knöcherne Scleralring (**653**, **663**), die gliöse Wucherung an der Opticuspapille (**656**, **667**), der Ringwulst der Linse (**652**, **668**), die Querstreifung der Ciliar- und der Irismuskeln, die gefärbten Oelkugeln in den Retinazapfen, das Fehlen eines Tapetums, die starke Entwicklung der Nickhaut, welche einen eigenen vom Retractor bulbi abgespaltenen Muskel (**660**) erhält, und die Akkommodation durch Einschnürung der Linse mittels des Irissphincters. Das Auge der Reptilien zeigt, wie zu erwarten ist, ursprünglichere Verhältnisse als dasjenige der Vögel. Der gliöse Zapfen im Glaskörper, der letzte Rest des bindegewebigen Pfropfens der Retinaspalte der Anamnier, ist klein und verschwindet bei den höheren Gruppen (Schildkröten, Krokodile), die Einschnürung des Bulbus in der Ciliarregion ist nur unbedeutend (**654**—**656**), und die Ciliarfalten fehlen noch bei den niederen Ordnungen (Saurier, Schlangen), während die höheren sie erworben haben. Vergleicht man im übrigen die Augen dieser vier Ordnungen, so findet man in jeder ein Gemisch von primären und sekundären Zuständen. Dasjenige der Saurier zeigt im allgemeinen wohl die ursprünglichen Verhältnisse, aber in der Rückbildung der Stäbchen zeigen die meisten Gattungen im Zusammenhange mit ihrer Vorliebe für grelles Sonnenlicht und Wärme eigenartige Zustände, wie sie uns auch bei Amphisbänen, Geckonen und

einigen anderen Formen in der „Brille“ entgegentreten. Die Schlangen haben den Scleralknorpel verloren und ebenso die Stäbchen in der Retina, während einige Arten Ciliarfalten sich angeeignet haben. Die Brille und die Erhärtung der fast kugelrunden Linse sind ebenfalls progressive Veränderungen. Schildkröten und Krokodile zeigen in dem Besitz von Stäbchen und Zapfen niedere, in den Ciliarfalten und in dem Fehlen jeder gliösen Wucherung höhere Zustände. *Sphenodon* verhält sich im allgemeinen wie die Saurier, ist aber darin primitiv, daß Stäbchen und Zapfen vorhanden sind und die Tränendrüse noch fehlt. Das Auge der **Vögel** hat sich in mehrfacher Hinsicht über das der Reptilien hinaus entwickelt. Die Einschnürung in der Ciliarregion (**662—665**) und damit der sclerale Knochenring werden häufig sehr ausgeprägt, die gliöse Wucherung ist zu dem ansehnlichen Pecten geworden, die Ciliarfalten sind so kräftig, daß sie die Linse direkt stützen, der Ciliarmuskel zerfällt in zwei oder drei Portionen, von denen einer nach gewissen Angaben zur Hornhautakkommodation dienen soll.

Das Auge der **Säuger** schließt an amphibienartige Zustände an, daher die kuglige Form des Bulbus, die glatte Beschaffenheit der Irismuskeln und des Ciliarmuskels, das häufige Fehlen einer Akkommodation, das Fehlen einer gliösen Einstülpung an der Opticuspapille und die geringe Ausbildung der Nickhaut, welche keinen eigenen Muskel besitzt. Das Auge erwirbt aber so viele Vervollkommnungen, daß daraus ein sehr leistungsfähiges Organ hervorgeht. Da bei vielen Amphibien, Urodelen wie Anuren, feste Scleraleinlagerungen vorkommen und sie auch bei Stegocephalen vorhanden waren, ist es wahrscheinlich, daß auch die Präsaurier (vgl. Stammbaum S. 729) sie besaßen und ihr Fehlen bei den Säugern auf Rückbildung beruht. Dann ist es nicht auffällig, daß die Monotremen sie noch haben. Diese Rückbildung erkläre ich mir aus der starken Ausbildung der Ciliarfalten, die so reich an Blutgefäßen sind, daß sie durch Ausschwitzen von viel Flüssigkeit den intraocularen Druck steigern und damit dem Augapfel die nötige Festigkeit verleihen. Die Oberfläche dieser Falten ist häufig infolge der Gefäße stark gewulstet (**690**). Wo eine Akkommodation vorkommt, erfolgt sie wie bei Amphibien durch Entspannung der ZINNschen Fasern mit Hilfe des Ciliarmuskels, da die weiche Linse dann sich stärker vorwölbt. Die fötale Augenspalte schließt sich vollständig, nachdem sie die während der Embryonalzeit fungierende Arteria hyaloidea an den Glaskörper abgegeben hat, und die Blutversorgung der Netzhaut erfolgt durch in ihr selbst verlaufende Gefäße (**684**). Die Chorioidea besitzt häufig ein Tapetum lucidum. Das Chiasma der Augennerven ist unvollständig, indem ein Teil der Fasern auf derselben Seite bleibt, während alle übrigen Wirbeltiere eine vollständige Kreuzung aufweisen. Der obere schiefe Augenmuskel erhöht seine Leistungsfähigkeit, indem er sich bedeutend verlängert, was zur Ausbildung einer Schleife (Trochlea) zur Befestigung an der ursprünglichen Insertionsstelle führt (**706**). Als neue Hilfsorgane kommen hinzu eine Caruncula, MEIBOMsche Liddrüsen, eine Nickhautdrüse, die Glandula infraorbitalis und die Orbitalis externa (**704**). Unter den Säugern nimmt das Auge der Primaten und besonders das des Menschen die höchste Stufe ein durch das besonders entwickelte binoculare Sehen bei partieller Aufhebung der Kreuzung im Chiasma, die starken circulären Fasern des Ciliarmuskels, die sehr

weiche akkommodationsfähige Linse und die schon makroskopisch sichtbare Zone des deutlichsten Sehens (Macula lutea). Beim Menschen kommt eine Vergrößerung der Lidspalte hinzu, so daß die Sclera von außen sichtbar wird und das Gesichtsfeld an seitlicher Ausdehnung gewinnt.

Die phyletische Betrachtungsweise ist Hand in Hand mit der physiologischen geeignet, uns die verschiedenen **Akkommodationseinrichtungen** verständlich zu machen. An sich läge die Vermutung nahe, daß das so einheitlich gebaute Wirbeltierauge sich vom Fisch bis zum Menschen immer desselben Mittels bedienen würde, um bei wechselnder Entfernung des Gegenstandes ein scharfes Bild zu erzielen. Statt dessen finden wir bei den Wasserbewohnern ein ganz anderes Verhalten als bei den Tetrapoden, und unter diesen wieder andere Verhältnisse bei den Sauropsiden als bei den Säugern. Die Amphibien bilden, wie in so vielen Organen, auch auf diesem Gebiet den unverkennbaren Uebergang vom Wasser- zum Landtier. Bei den zwei untersten Klassen der Cyclostomen und der Selachier und — nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse — auch bei den Dipnoi fehlen noch solche Einrichtungen. Die Tiere sind infolge ihrer großen, stark lichtbrechenden Linse kurzsichtig. Bei den Rundmäulern und Doppelatmern ist dies bei ihrer Lebensweise nicht auffallend, hingegen sollte man den räuberischen Haien wohl ein besseres Sehvermögen zutrauen. Versuche im Aquarium zeigen aber tatsächlich, daß sie nur schlecht erkennen und sich offenbar in erster Linie durch die Nase orientieren. Bei den Knochenfischen und Ganoiden tritt uns die Akkommodation zuerst entgegen in dem vom Processus falciformis entspringenden Retractor lentis, der sogenannten Campanula Halleri (**623**, **626**), welcher die Linse etwas nach hinten zieht und das an sich kurzsichtige Auge dadurch für die Ferne einstellt. Die Gewebe der Augenspalte werden also auf diese Weise nützlich verwendet. Die Kurzsichtigkeit der Fische erklärt sich daraus, daß das Wasser die Lichtstrahlen stark absorbiert, ein Sehen auf größere Entfernungen also in der Regel nicht erforderlich ist. Erst bei den Landtieren, von den Amphibien an, finden wir das Auge normalerweise zum Sehen in die Ferne eingerichtet, denn in der Luft werden die Strahlen nicht absorbiert. Daher finden wir von den Amphibien an eine Nahakkommodation, welche aber bei den drei Hauptgruppen: Amphibien, Sauropsiden und Säugern durch verschiedene Einrichtungen erzielt wird. Die Linse der Amphibien (**641**, **643**) hat noch große Aehnlichkeit mit einer Fischlinse, da sie starr und annähernd kuglig ist. Daher muß sie zum Akkommodieren ihre Lage verändern. Bei den Urodelen treffen wir im Prinzip noch dieselbe Einrichtung an (**647**) wie bei den Fischen, nur wurzelt hier der Vorzieher der Linse auf einer kleinen Papille und nicht auf einem langen Processus, da die Retinaspalte sehr klein ist. Bei den erwachsenen Anuren scheint die Spalte und damit jener Muskel ganz verschwunden zu sein. Statt seiner hat sich dorsal und ventral aus dem Gewebe des Ciliarkörpers ein neuer Muskel (**649**, *Mr*), gebildet, welcher demselben Zwecke dient und nach seiner Lage der Vorläufer der Radiärfasern des Musculus ciliaris ist. Das Vorziehen der Linse wird bei allen Amphibien unterstützt durch die meridionalen Fasern des Tensor chorioideae (M. ciliaris). Bei den Reptilien und Vögeln beschränkt sich das Gewebe der Augenspalte auf pectenartige Bildungen an der Sehnervenpapille. Für die Akkommodation müssen also neue

Einrichtungen geschaffen werden, als welche die weiche nachgiebige Linse und der starke Irissphincter benutzt werden, der bei seiner Kontraktion die vordere Linsenfläche stärker wölbt und für das Sehen in der Nähe anpaßt. Der eigentümliche Ringwulst der Sauropsidenlinse (**652**, **668**) ist wohl eine Hilfseinrichtung, um diesen Druck aufzufangen und weiterzuleiten. Der Ciliarmuskel unterstützt den Vorgang durch Entspannung der ZINNschen Fasern, also wie bei den Amphibien. Wer einen Blick auf den Stammbaum wirft (S. 729), für den ist es nicht auffallend, daß die Akkommodation des Säugerauges sich ganz an die Amphibien anschließt. Hier ist es allein der Ciliarmuskel, welcher durch seine Kontraktion den Zug der ZINNschen Fasern entspannt und dadurch eine stärkere Wölbung der Vorderfläche der Linse und eine Nahakkommodation bewirkt (**693**). Nur bei *Lutra* soll nach HESS auch der Druck des Irissphincters beteiligt sein. Es sind also vier verschiedene Formen der Akkommodation vorhanden, welche in folgender Uebersicht zusammengestellt sind:

Akkommodation durch

Lageveränderung der Linse	Zug des Retractor lentis zur Fernanpassung: Teleosteer, Ganoiden	
	Protractor lentis zur Nahanpassung: Amphibien	unter unterstützender Mitwirkung des M. ciliaris
Formveränderung der Linse	Druck des Irissphincters zur Nahanpassung: Sauropsiden	
	Entspannung durch den M. ciliaris zur Nahanpassung: Säuger.	

11. Homoiologien und Konvergenzen.

Wie bei den Sehorganen der wirbellosen Tiere (vgl. S. 618), so finden wir auch bei den Augen der verschiedenen Wirbeltiergruppen eine Fülle von Homoiologien, d. h. von gleichen Einrichtungen, die trotzdem nicht von einer Stammform ererbt, sondern unabhängig voneinander auf Grund derselben Entwicklungstendenz erworben sind. In der Sprache der modernen Vererbungslehre ausgedrückt wird man annehmen, daß in allen diesen Gruppen gewisse Erbfaktoren vorhanden sind, die jene Bildungen hervorrufen, wenn sie in einer ganz bestimmten Kombination zusammentreffen und dann erhalten bleiben, wenn sie einen Vorteil gewähren. Die Konvergenzen unterscheiden sich von ihnen dadurch, daß ganz neue Erbfaktoren bzw. Eigenschaften in verschiedenen Gruppen auftreten und in Anpassung an dieselben Bedürfnisse zu sehr ähnlichen Bildungen führen. Die letzteren werden daher nicht so sehr übereinstimmen wie die Homoiologien, denn es ist unwahrscheinlich, daß bei Geschöpfen mit ganz verschiedenen Keimplasmen genau die gleichen Bildungen auftreten. Da der Gegensatz zwischen beiden Einrichtungen theoretischer Natur ist, kann man natürlich im Zweifel sein, ob man einen speziellen Fall zu der einen oder zu der anderen Gruppe rechnen soll. Als Beispiel von **Homoiologien** nenne ich zunächst die Ciliarfalten, welche unabhängig voneinander von Selachiern, Anuren, gewissen Schlangen, Schildkröten, Vögeln und endlich von Säugern erworben wurden. Man kann nicht annehmen, daß sie schon bei den Urtetrapoden (vgl. den Stammbaum S. 729) vorhanden waren, da sie bei Urodelen, Sauriern und vielen Schlangen noch fehlen. Vielleicht haben sie auch noch bei der *Archaeopterix* gefehlt. Weiter gehören hierher die oberen und die unteren Lider, welche bei Selachiern und unabhängig davon bei Urtetrapoden aufgetreten sind. Eine Nickhaut finden wir als Neubilduug bei den Selachiern, den Sauropsiden und den Säugern. Vielleicht kam sie schon den Präsauriern zu, etwa in derselben Form wie bei den Säugern und entwickelte sich bei den Saurop-

siden zu funktioneller Bedeutung. Bei den Anuren tritt, wie schon bemerkt wurde, eine analoge Einrichtung auf. Die Scleralknochen wurden von den Knochenfischen und Sauropsiden erworben, vielleicht schon von den Präsauriern, denn dieselbe Bildung findet sich bei den Monotremen als Knorpelplatte. Die ursprüngliche Linsenkugel des Wasserauges erhält sich bis hinauf zu den Perennibranchiaten und tritt dann sekundär wieder auf beim Gecko, manchen Schlangen (*Boa constrictor, Coluber aesculapii*, **655**), Seeschildkröten (**654**), Walen (**674**) und Robben (**678, 696**), also nicht nur bei Rückkehr zum Wasserleben. Als **konvergente Bildungen** sehe ich die sog. „Brillen" an, welche einerseits bei einigen am Boden lebenden Knochenfischen (**629**) und bei *Protopterus* (**640**) durch Spaltung der Cornea, andererseits bei Amphisbänen, Geckonen, einigen Eidechsen und den Schlangen wahrscheinlich durch Verwachsung der sehr vergrößerten Nickhaut entstehen. Eine andere Konvergenz finden wir in den Teleskopaugen mancher Knochenfische (**634**) und der Eulen (**663**) mit ihrer starken Einschnürung und dadurch röhrenförmigen Gestalt, durch die an Raum gespart wird, ihrer binocularen Blickrichtung, welche wohl ein Abschätzen der Entfernungen ermöglicht, und ihrer geringen Beweglichkeit. Die Aehnlichkeit ist natürlich eine rein äußerliche, denn das eine ist ein typisches Fischauge, das andere ein echtes Vogelauge. Als ein drittes Beispiel dieser Art seien das Operculum pupillare der Rochen, von *Rhombus* und von *Uranoscopus*, also von Grundfischen, und die Iriskörner der Huftiere (**694**) erwähnt. Es sind Fortsätze der dorsalen, unter Umständen auch des ventralen Irisrandes, welche durch Blutdruck vergrößert werden können und dadurch bei verengter Pupille in grellem Lichte nur noch einige Strahlen auf die Netzhaut fallen lassen. In der Retina finden wir sehr häufig eine Rückbildung der Zapfen bei Dunkeltieren (Tiefseeteleosteer, Eulen, Fledermäuse, Maulwürfe, Mäuse, Meerschweinchen, *Orycteropus*, Wassersäuger), was dafür spricht, daß diese Gebilde das Farbensehen vermitteln. Als ein letztes Beispiel konvergenter Einrichtungen sei auf die verschiedenen Formen eines Tapetum lucidum hingewiesen, also einer Schicht von kristallführenden Zellen, welche das Licht reflektieren und dadurch wohl in der Dämmerung die Empfindlichkeit der Netzhaut verstärken. Eine solche Anpassung an das Dunkelleben tritt ganz zerstreut — ähnlich wie bei *Pecten*, Spinnen, Insekten, Krebsen — bald hier, bald dort bei Wirbeltieren auf, so daß es sich wohl jedesmal um Neuerwerbungen handelt. Meist liegen die Kristalle in der Aderhaut (Tapetum chorioideale) und zwar entweder in gewöhnlichen Zellen (Tap. cellulosum) bei Selachiern (**621**), *Acipenser, Polypterus*, einigen Eidechsen, der Aesculapnatter, Carnivoren, Robben und Walen, oder diese Zellen sind wie bei Huftieren zu langen Fasern geworden (Tap. fibrosum). Ein Tap. retinale s. strati pigmentosi kommt einzelnen Knochenfischen und dem Krokodil zu, indem die Kristalle im Pigmentepithel der Netzhaut liegen. Das Pigment selbst fehlt immer oder ist wenigstens stark rückgebildet, wenn ein Tapetum in irgendeiner Form vorhanden ist, weil ja sonst diese Einrichtung zwecklos wäre.

12. Rückbildungen der Wirbeltieraugen.

Die Augen der wirbellosen Tiere sind so verschiedenartig, daß auch ihre Rückbildung keinem bestimmten Schema folgt; bald z. B.



verschwindet das Pigment sehr früh, bald hält es sich bis zuletzt (s. S. 533). Das Wirbeltierauge hingegen ist ein so einheitliches Organ, daß auch seine Rückbildung einer bestimmten Gesetzmäßigkeit folgt, die zwar im einzelnen sehr verschieden sein kann, so daß nicht zwei rudimentäre Augen sich vollständig gleichen, die aber doch immer sich so äußert, daß zuerst das Auge sehr klein wird, dann an den äußeren Teilen: Augenmuskeln, Drüsen, Cornea, Iris und Linse Elemente einbüßt, während die Rudimentation zuletzt auf den Augenbecher (Pigmentschicht, Sehschicht) übergreift. Die Rückbildung erfolgt also in großen Zügen umgekehrt wie die Ontogenie, das Auge bleibt auf immer früherer embryonaler Stufe stehen, so daß schließlich nur noch eine sehr dicke, zusammengefallene Sehschicht, fast ohne Glaskörperhohlraum, und eine mehr oder weniger pigmentlose Deckschicht übrig bleiben (**639, 651**), was an ganz frühe ontogenetische Stadien (**612** oben) erinnert. Man kommt mit diesem Rezept freilich nur ganz im allgemeinen aus, denn die Rudimentation schlägt bei jeder Art ihren besonderen Weg ein. Dazu kommt, wie bei allen rudimentären Organen, eine erstaunliche Variabilität, die so weit gehen kann, daß das linke und das rechte Auge erhebliche Unterschiede aufweisen (vgl. das S. 656 über die Knochenfische Gesagte). Ferner fällt sehr oft wie bei vielen rückgebildeten Organen eine ausgesprochene „Disharmonie der Teile“ auf. Diese stehen nicht mehr unter der Kontrolle der Selektion, daher wird der eine Teil sehr klein, während der andere sich vergrößert, oder die Lagebeziehungen der Teile verschieben sich. So finden wir bei *Cryptobranchus* (**643**) einen für das kleine Sehorgan geradezu enorm großen Scleralknorpel, und ähnlich verhält sich *Benthobatis moresbyi*. *Amblyopsis spelaeus* (**638**) zeigt eine ganz unzweckmäßige Verwachsung der Irisränder und eine enorm dicke Retina neben einer sehr kleinen Linse. Das Pigment von *Barathronus affinis* und anderen Arten hat sich auf große Klumpen zusammengezogen. Bei *Centomimus gilli* (**637**) hat sich die Pigmentschicht unnatürlich gefaltet (Schrumpfung?) und die Chorioidea ist außerordentlich verdickt, während die Sehschicht nicht mehr einen Becher, sondern nur eine flache Einbuchtung bildet. Endlich bei *Myxine* (**614**) laufen die Opticusfasern ganz ungeordnet durch die gliöse innere Grenzschicht, ohne sich auf der Pars optica retinae zu einer Schicht anzuordnen. Aus diesen Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß die Harmonie der Teile in den normalen Organen beständig durch die Selektion im Kampf ums Dasein erhalten wird. Folgende Stufen der Rückbildung lassen sich unterscheiden:

1. Das Auge ist noch normal mit Ausnahme irgendeines Teiles, der auf embryonaler Stufe stehen bleibt. So bei Fledermäusen die Linse, welche ungefähr derjenigen von *Talpa* (**709**) entspricht.

2. Viel häufiger beginnt die Rückbildung mit einer auffallenden Kleinheit des im übrigen noch ziemlich normalen Auges: *Cryptobranchus* (**643**), *Typhlops*.

3. In dem sehr kleinen Auge erhalten sich einige embryonale Stadien. So bei *Talpa* (**709**) in dem Bau der Linse, der sehr dicken Retina und den inneren Glaskörpergefäßen. Noch weiter geht die Rückbildung bei dem Beutelmaulwurf *Notoryctes typhlops*, bei dem Linse und Cornea und zuweilen auch die Iris fehlen. Das sehr kleine, aber sonst ziemlich normale Auge von *Siphonops* besitzt eine embryonale Linse.

4. Das kleine Auge sinkt tief unter die Haut und bleibt auf dem Stadium des Augenbechers stehen mit so dicker Sehschicht, daß ein Glaskörper nur in ganz geringer Ausdehnung (*Proteus* **651**) oder gar nicht (*Amblyopsis* **638**) vorhanden ist. Es fehlen Cornea und Iris; Sclera und Chorioidea sind unvollkommen entwickelt. Das Pigment ist noch vorhanden. *Amblyopsis* (**638**) besitzt vorübergehend noch eine kleine Linse, während sie bei der Amphisbänide *Rhineura floridana* häufig vermißt wird. Bei dieser Art und bei *Centomimus gilli* ist die Pigmentschicht merkwürdig gefaltet, was ich auf Schrumpfung zurückführe. Bei *Typhlichthys* (**639**) und *Proteus* (**651**) ist das Pigment oft nur noch in spärlichen Resten angedeutet. Beide haben eine kleine Linse, die bei *Typhlomolge rathbuni* vollkommen fehlt, und bei *Typhlichthys* nur vorübergehend auftritt.

5. Eine Linse wird nur vorübergehend gebildet, Pigment fehlt: *Bdellostoma* (**612**).

6. Die Linse tritt nicht mehr auf, Pigment fehlt: *Myxine* (**613, 614**).

13. Die phyletische Entstehung des Wirbeltierauges.

Das Auge der Wirbeltiere ist so eigenartig gebaut, daß es sich auf kein Sehorgan der Wirbellosen zurückführen läßt. Diese Eigenart spricht sich aus in seiner merkwürdigen Ontogenie; die wichtigsten Teile, Sehschicht und Pigmentschicht, entstehen aus dem Gehirn, entwickeln sich also an einer Stelle, die der direkten Lichtreizung entzogen ist, während die Haut die Linse und die Cornea, das umgebende Mesoderm den Rest liefert. Das Auge ist also ontogenetisch keine einheitliche Bildung, während die Sehorgane der Wirbellosen immer aus dem Ektoderm der Haut (eventuell auch des Gehirns) hervorgehen. Dazu kommt, daß die Sehschicht und die Pigmentschicht einen doppelten Becher bilden, und an dem nach außen gekehrten Becherrande ineinander übergehen; daß die Sehschicht einen sehr komplizierten Bau hat, welcher an denjenigen des Gehirns erinnert, indem zu den Sehzellen weitere Ganglienzellen mit Endverzweigungen und assoziativen Verbindungen (die Amakrimen, S. 639) und zur Stütze dienende Gliazellen kommen: daß endlich die perzipierenden Elemente eine vom Licht abgewandte (inverse) Lage haben und in hell-dunkel-empfindliche Stäbchen und in farbenempfindliche Zapfen gesondert sind. Abgesehen von diesem letzteren Moment kommen alle diese Verhältnisse auch schon bei einzelnen wirbellosen Tieren vor, so daß also das Auge der Wirbeltiere nichts prinzipiell Neues zeigt, aber kein Auge eines Evertebraten besitzt diese Kombination und kann daher als Ausgangsform gelten. So finden wir Gehirnaugen bei Salpen (**472**), Planarien und anderen Trochophoratieren. Eine abgewandte Lage der Stäbchen ist sehr häufig (vgl. S. 601), und die Sehzellen werden dann ebenfalls außen umgriffen von einem Pigmentbecher. So bei Planarien (**394**), Nemertinen (**398**), *Oncidium* (**438**), *Pecten* (**447**), Salpen (**472**), Spinnentieren (**529**), Pantopoden (**557**). Es ist auch nichts Seltenes, daß sich an die Sehzellen mehrere Zonen von Ganglienzellen anschließen, die ein oder mehrere Ganglia optica bilden (Cephalopoden (**464**), Krebse (**518, 524**), Insekten). Wahrscheinlich dienen sie demselben Zwecke wie bei Wirbeltieren, nämlich um möglichst viele optische Reize auf eine zentrale Ganglienzelle zu leiten und dadurch die Reizwirkung zu verstärken. Bei einigen Wirbellosen finden wir sogar eine ähnliche Anordnung



der Elemente, so bei *Oncidium* (**438**) und *Pecten* (**447**) von hinten nach vorn: Pigmentschicht, inverse Sehzellen, Linse und Cornea; bei Pedipalpen (**551**) und Pantopoden (**557**): Pigmentschicht, inverse Sehzellen, Glaskörper und Linse. Aeußerlich am weitgehendsten ist die Aehnlichkeit mit dem Auge der myopsiden Tintenfische (**453** *D*, **456**), welches Lider, Cornea, vordere Augenkammer, Iris, Linse mit Aufhängefasern, Ciliarkörper (hier Epithelkörper genannt), hintere Augenkammer mit Glaskörper und eine komplizierte Retina, deren Stäbchen freilich dem Lichte zugewandt sind, erkennen läßt. Und doch sind alle diese Uebereinstimmungen nur Analogien, wie jede Untersuchung sofort erkennen läßt.

Da sich also vergleichend-anatomisch die phyletische Entstehung des Wirbeltierauges nicht erklären läßt, so bleibt uns nur die nicht immer zweifelsfreie Deutung der Ontogenie übrig. Die folgende Darstellung fußt auf den Hypothesen verschiedener Forscher (BALFOUR 1881), schließt sich aber in erster Linie an diejenige von STUDNICKA an, weil sie die Lateral- und die Parietalaugen in gleicher Weise berücksichtigt. Danach sind diese zwei Paar Augen der Wirbeltiere zuerst, wie die meisten Augen der Wirbellosen, aufgetreten als becherförmige Vertiefungen der Haut (**604**) mit pigmentierten Sehzellen, deren Stäbchen dem Lichte zugewandt waren. Diese Sehgruben lagen vorn und oben auf dem Kopf im Bereich der Medullarrinne, die wir uns stammesgeschichtlich als eine mit Sinneszellen ausgekleidete Furche vorzustellen haben, welche vermutlich aus der Scheitelplatte einer *Trochophora* hervorgegangen ist (vgl. den Stammbaum I, S. 488). Ich nehme an, daß ähnlich wie bei *Nereis* (**400**) das vordere Paar etwas nach außen von dem hinteren lag. Beim Verschluß der Rinne wurde das vordere Paar zu den dorsalen Parietalaugen, das hintere zu den Lateralaugen. Nachdem die Rinne sich zu einer Röhre geschlossen hatte, wandelten sich ihre Sinneszellen in Ganglienzellen um, aus der sensiblen Rinne wurde die Gehirnblase mit vier Augengruben (**710**) und das Rückenmark. Von den zwei dorsalen Parietalaugen verkümmerte meist eins, weil durch ihre enge mediane Zusammenlagerung eins überflüssig wurde. Das Schema **710** ging dann in **711** über, indem die Zellen der Lateralaugen an der medialen Seite ihre Stäbchen verloren und dafür um so mehr Pigment entwickelten, während diejenigen der Außenwand ihr Pigment einbüßten. Es erklärt sich hieraus die inverse Lage der Stäbchen und das Fehlen des Pigments in den Sehzellen. Beim Scheitelauge hingegen, welches bei den schwimmenden Stammformen dazu diente, das Licht von oben wahrzunehmen, verlor die Außenwand der Blase die Stäbchen, wurde durchsichtig und verdickte sich bei manchen Arten (**720**) sogar zu einer Linse, während die Innenwand das Pigment und die Stäbchen behielt, welche daher dem Lichte zugewandt sind. Die Seitenaugen waren ursprünglich wie das Scheitelauge Richtungsaugen, welche schräggestellt waren und daher das Licht von der Seite und von unten auffingen. Bei ganz jungen Ammocoeten (**608**) funktionieren sie noch in dieser Weise. Aus der schiefen Stellung, welche die Augenanlage bei sehr vielen Wirbeltieren zeigt, kann man schließen, daß diese Funktion ursprünglich allgemein war. Das Scheitelauge und die Seitenaugen ergänzten sich als Richtungsaugen, und es wird auch verständlich, daß das eine Scheitelauge sich häufig rückbildete, da ja eins ausreichte für die Aufnahme der von oben einfallenden Strahlen. Das Auswachsen der lateralen Augenblase

gegen die allmählich dicker und durch Pigment undurchsichtiger werdende Haut erfolgte, um der Lichtquelle sich zu nähern. Indem nun aus der Haut sich eine Linse abschnürte, wandelte sich das

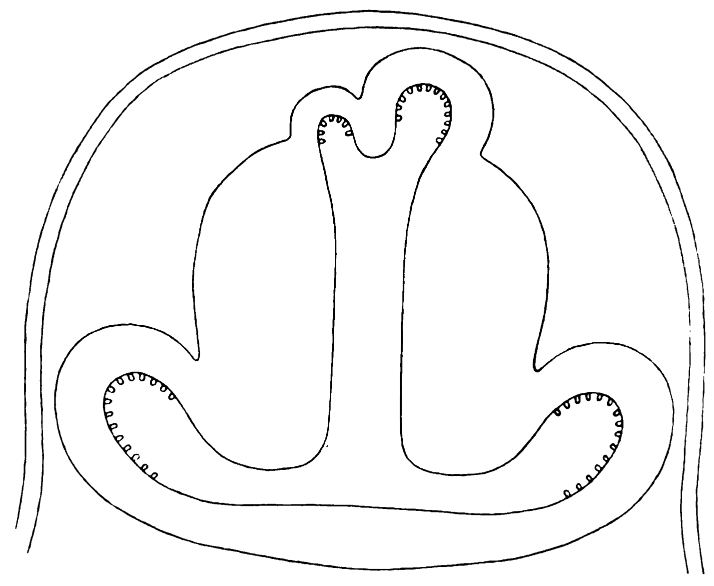


Fig. 710.

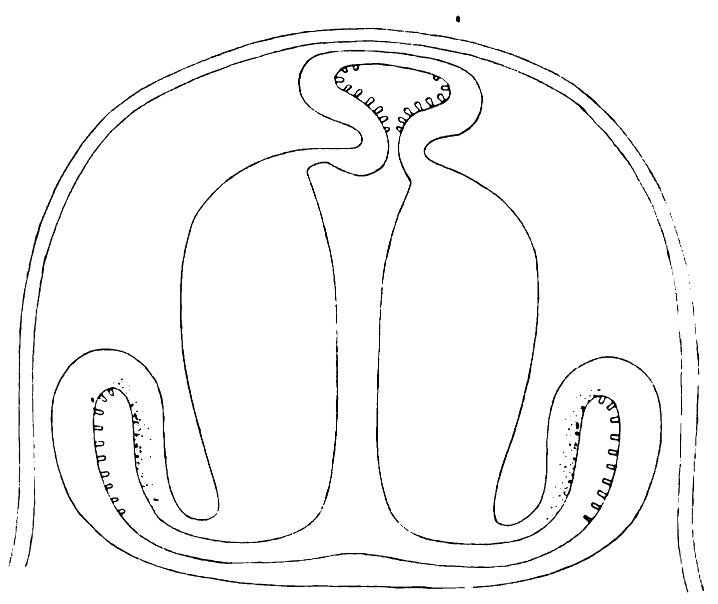


Fig. 711.

Richtungsauge in ein Bildauge um. Der Doppelbecher wuchs am Außenrande zu einer Ringfalte (Iris) aus, die ventral größer war als dorsal, die Linse zwischen sich faßte und die zuerst schräge Stellung

des Auges in die definitive mit vertikaler Dorsoventralachse überführte (712, 713). Indem die Lateralaugen durch Muskeln beweglich wurden, konnten sie Lichtstrahlen von oben auffangen, wodurch das Scheitelauge überflüssig wurde und verschwand. Bei dieser Auffassung

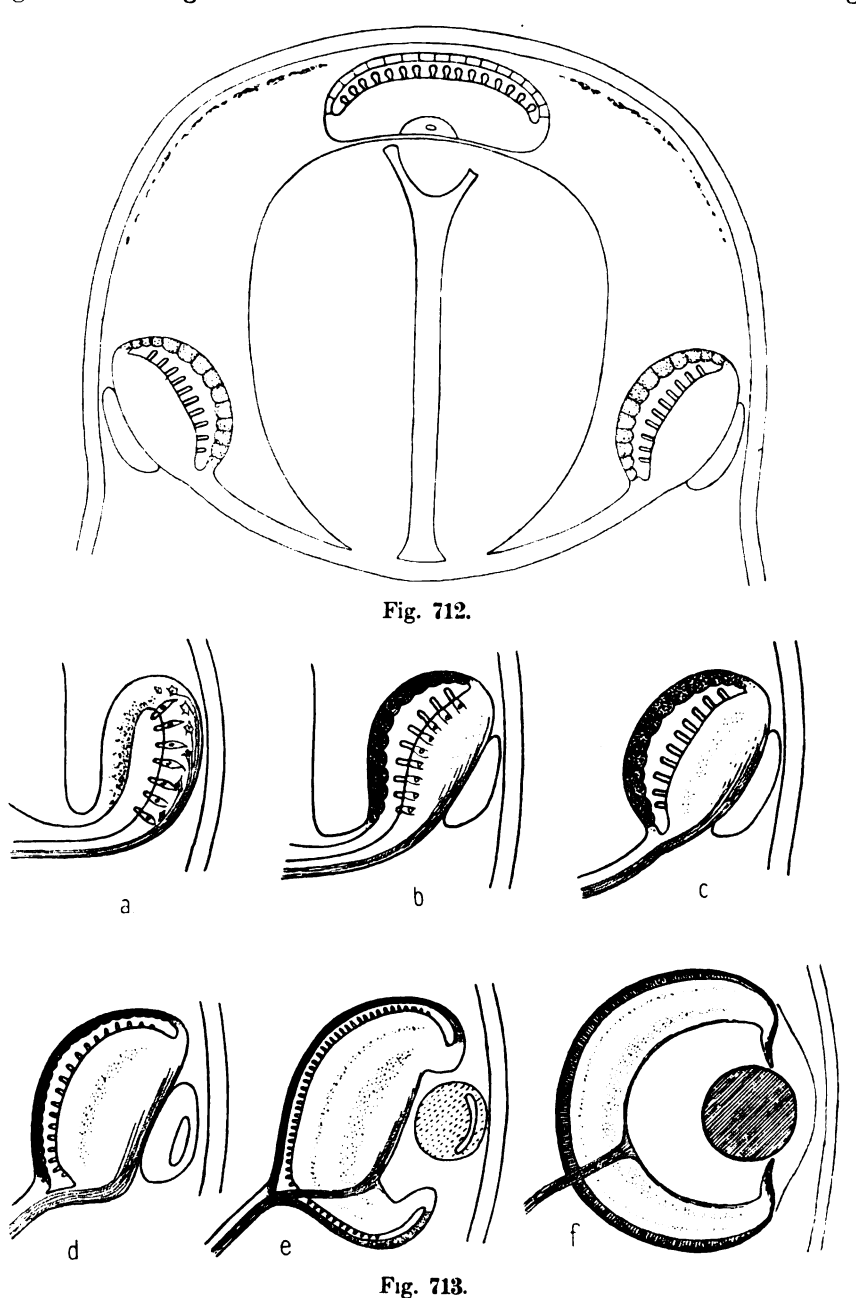


Fig. 712.

Fig. 713.

Fig. 710—713. Schemata der phyletischen Entwicklung der Lateral- und Parietalaugen der Wirbeltiere nach STUDNICKA.

(STUDNICKA) bleibt es fraglich, ob die Bechergestalt ursprünglich selbständig aufgetreten ist oder ob sie entstand, weil die vorgelagerte Linse sich in sie einpreßte. Da man bei den meisten Wirbeltierembryonen sieht, daß die Linsenanlage (**605**) der inneren Becherwandung anliegt und dadurch bei ihrem Wachstum die Einstülpung der Augenanlage bewirkt, so halte ich den letzteren Modus für den primitiven, zumal entwicklungsmechanische Experimente bestätigen, daß die Berührung der Augenblase den Reiz zur Linsenbildung auf die Haut ausübt. Becher und Linse stehen also in engster ontogenetischer Beziehung, und da die Blase an sich keinen Grund zur Einstülpung hatte, weil die Sehzellen dadurch vom Lichte abrückten, muß die Linse phylogenetisch die Einstülpung veranlaßt haben. Daher wird bei *Rana fusca* keine Linse mehr nach Entfernung des Augenbechers gebildet, und bei *Hyla arborea* kann der Reiz des Augenbechers sogar ein Stück vorgenähter Rumpfhaut zur Abschnürung einer Linse zwingen (ähnlich auch bei *Salamandra maculosa*). Wenn bei manchen Arten (*Rana esculenta*) eine Linse sich nach Entfernung des Bechers, also unabhängig von ihm, entwickeln kann, so ist dies als ein sekundärer, höherer Zustand anzusehen, der nicht dagegen spricht, daß Linse und Becher in gegenseitiger Bedingtheit phyletisch aufgetreten sind. In **713** *f* wäre es richtiger gewesen, die Linse dicht hinter der Cornea einzuzeichnen, da diese Stellung, wie oben gezeigt wurde, die primitive ist. Man darf annehmen, daß die Retina zuerst der Linse dicht anlag, was für das Hell-Dunkelsehen genügte. Später vertiefte sich der Becher, und es entstand der Glaskörperraum, um ein Bildsehen zu ermöglichen. Es wird auch bei Evertebraten oft beobachtet, daß eine Augenblase die davor liegende Haut beeinflußt, sie z. B. dünn und durchsichtig macht. Hier bewirkte sie wohl zuerst eine Epidermiswucherung, wie noch jetzt bei Selachiern, die später die Gestalt einer Einstülpung annahm. Der von der Augenanlage ausgeübte Reiz kann wohl nur ein chemischer sein. Er scheint auch postembryonal nach der Linsenexstirpation bei Triton aufzutreten und bewirkt dann die Bildung einer neuen Linse aus der Iris, weil die dicke Haut nicht mehr von ihm beeinflußt wird. Die Augen der Salpen (**472**), das Infundibularorgan (I, **481**) und die Rückenmarksaugen des *Amphioxus* (**475**), der Saccus vasculosus der Knochenfische (I, **519**) und die Parietalaugen beweisen, daß Sinneszellen aus Epithelien des zentralen Nervensystems hervorgehen können. Die Annahme einer nach außen geöffneten, in der Haut liegenden Augengrube als Ausgangsform ist daher nicht unbedingt nötig, aber sie ist sehr wahrscheinlich, da die Augen fast aller Evertebraten und auch die übrigen Sinnesorgane der Wirbeltiere aus der Haut hervorgehen, und da die Ontogenie weit auseinanderstehender Arten (Hai, Frosch **603**, **604**) diese Auffassung bestätigt.

Der phyletische Entwicklungsgang des Wirbeltierauges ist also kurz zusammengefaßt folgender: Zuerst ein offenes Becherauge ohne Linse ähnlich wie bei *Nautilus* (**448**) mit dem Lichte zugewandten, pigmenthaltigen Sehzellen. Dieses wird in den Gehirnventrikel aufgenommen, wodurch die Stäbchen invers werden, und wächst blasenförmig der Haut entgegen, um näher zum Lichte zu kommen. Das Auge dient zunächst ohne Linse als Richtungsauge. Es übte auf die Haut einen Reiz aus, der zur Abschnürung der Linse führte. Indem diese sich in die Augenblase einpreßt, wird die letztere zum doppelwandigen Bildauge, dessen Hinterwand die Stäbchen verliert und zur reinen Pigment-

schicht wird, während die Sehzellen ihr Pigment einbüßen. Es ist interessant, daß das Auge der Tintenfische sich ebenfalls vom offenen Becherauge bis zu einer Höhe entwickelt hat, welche derjenigen der Wirbeltiere ungefähr gleich kommt (**453**), wobei ebenfalls die Haut sich mannigfach verändert. BOVERI schreibt der Wirbeltierstammform dieselben Sehzellen zu, wie sie beim *Amphioxus* (**475**) vorkommen, also Ganglienzellen, die von einer becherförmigen Pigmentzelle umgriffen werden. Auf dem in **711** dargestellten Schema würden sich die Pigmentzellen in der Innenwand, die Sehzellen in der Außenwand erhalten haben. Ein solches Zurückgreifen auf den *Amphioxus* ist abzulehnen, denn er nimmt in so vielen Verhältnissen eine Sonderstellung ein, daß man ihn als einen Seitenzweig der Stammform ansehen muß etwa nach dem Schema (vgl. I S. 488):

Amphioxus

Prächordaten — Cyclostomen

Tunicaten

Die Prächordaten werden noch dasselbe offene Becherauge gehabt haben, wie es bei vielen Wirbellosen (S. 600) vorkommt. Es hat sich von hier auf die Ascidien vererbt, bei denen es ebenfalls in die Gehirnblase verlagert wurde, wie **474** von einer Synascidienlarve erkennen läßt, deren Stäbchen dem Hohlraum des Gehirns zugekehrt sind, obwohl sie infolge ihrer besonderen Lage im Tierkörper gleichzeitig dem Lichte zugewandt sind. Dieses Ascidienauge unterstützt die hier entwickelte Hypothese. Es ist unpaar geworden, weil eines zur Feststellung der Lichtrichtung genügte (vgl. S. 492), und hat sich auf den *Amphioxus* vererbt, bei dem es infolge der Lebensweise im Sande verloren gegangen ist bis auf den vorn am Ventrikel gelegenen Pigmentfleck (**476**). Die eigentümlichen Rückenmarksaugen des *Amphioxus* sind daher als Neuerwerbungen anzusehen, wofür ihre große Zahl, ihre ventrale Lage, ihr Fehlen im Kopf und ihr ganz anderer Bau spricht. Das Auge der Wirbeltiere bietet ein schönes Beispiel dafür, daß phyletische Spekulationen bei Abwägung aller Verhältnisse zu einem erfreulichen Ziel führen können. Wir brauchen es nicht als ein plötzliches Geschenk des Himmels anzusehen, sondern wir erkennen auch hier die Wirkung langer Zeiträume und langsamer Veränderungen, und die Fülle der Tatsachen ordnet sich zu einem harmonischen Bilde.

XIV. Kapitel.

Die Parietalorgane der Wirbeltiere.

Wie wir bei der Schilderung des Gehirns der Wirbeltiere (I S. 512) hervorgehoben haben, entspringen vom Dach des Zwischenhirns vier unpaare, in der Mediane aufeinander folgende Ausstülpungen, welche von vorn nach hinten unterschieden werden als Paraphyse (**718** *Pph*), Dorsalsack (*Ds*), Parietalorgan, Pinealorgan (= Epiphyse).



Die beiden letzteren sollen uns hier beschäftigen, da sie auf ihrer höchsten Ausbildungsstufe den Charakter von Augen haben und bei Fischen und Eidechsen nachweislich noch jetzt für Lichtreize empfänglich sind trotz ihrer rudimentären Ausbildung. Bei Fischen, Amphibien und Eidechsen liegen die ersten Anlagen nebeneinander in derselben Querebene, so daß man annehmen darf, daß ursprünglich den Wirbeltieren ein Paar Stirnaugen zukamen, welche sich dann ungleich weiter entwickelten (**710**). Das linke rückte nach vorn und erhielt sich nur bei *Sphenodon* (= *Hatteria*) und den Sauriern einigermaßen auf der Stufe eines Sehorgans, während es bei den übrigen Wirbeltieren vollständig verschwand, mit Ausnahme von *Petromyzon* und *Amia*, die es noch in stark rückgebildeter Form aufweisen. Dieses linke vordere Organ nennt man das Parietalauge oder auch bei *Petromyzon* das Parapinealorgan. Das rechte hintere Organ, das sogenannte Pinealorgan, zeigt nur noch beim Neunauge den Charakter eines Sehorgans, bei den übrigen Wirbeltieren bildet sich seine diencephale Wurzel um zu der blutreichen Epiphyse, welche als eine Drüse mit innerer Sekretion angesehen wird. Alle diese Gebilde werden zusammengefaßt als Parietalorgane und stellen ein äußerst interessantes, wenn auch vielfach kontroverses Kapitel der vergleichenden Anatomie dar. Um Mißverständnisse zu vermeiden, werden wir das linke immer als Parietal-, das rechte als Pinealorgan auseinanderhalten. Wir beginnen mit der Schilderung von *Petromyzon*, welcher beide Organe besitzt, um dann zu sehen, wie jedes sich bei den übrigen Klassen verhält.

Bei ***Petromyzon*** und ganz ähnlich auch bei *Ammocoetes* und bei *Geotria australis* liegt das Pinealorgan (**714**, *Pi*) als ovales Bläschen über dem kleineren Parietalorgan (*Pa*). Die Haut über beiden bildet einen durchsichtigen „Scheitelfleck“ (**716**), welcher zwischen den seitlichen Augen liegt und durch seine Pigmentlosigkeit auffällt, ein Beweis, daß an dieser Stelle Lichtstrahlen in das Innere dringen. An dem Pinealorgan ist das obere Epithel (**715**) durchsichtig und wird daher als Pellucida bezeichnet, während das höhere untere Epithel, die sogenannte Retina, bei auffallendem Licht weiß, bei durchfallendem schwarz erscheint, weil die Stützzellen und einzelne Ganglienzellen erfüllt sind von rundlichen Kalkkörnchen und auch in den Stützzellen von etwas dunkelbraunem Pigment. Neben den Stützzellen finden sich in der Retina zahlreiche Sinneszellen, welche sich mit einem gestielten Knopf in den schmalen Hohlraum fortsetzen. Solche Sinneszellen kommen aber auch in geringer Zahl in der Pellucida vor, was nach der hypothetischen Entstehung des Organs (**710**—**712**) begreiflich ist. Erst nachträglich ist diese distale Zellschicht durchsichtig geworden, ohne aber den Charakter einer Linse anzunehmen. Am proximalen Ende der Retina liegen eine Anzahl großer Ganglienzellen, deren Fasern horizontal verlaufen und sich in Dendriten auflösen, welche die dünnen basalen Enden der Sinneszellen umspinnen. Solche Ganglienzellen kommen aber auch in der Pellucida vor, die also im wesentlichen wie eine pigmentfreie Retina gebaut ist. Die Neuriten der Ganglienzellen vereinigen sich zu den Pinealnerven, welcher sich bis zur Commissura posterior und weiter bis zum Mittelhirn verfolgen läßt. Eine Beziehung zu den Ganglia habenulae hat er nicht. Ontogenetisch geht er hervor aus dem hohlen Stiel der Pinealblase, und sein ursprüngliches Lumen erhält sich noch an der trichterförmigen Einmündung in das Organ. Bei *Geotria australis* soll sich der Pinealnerv nicht nur



zur hinteren Commissur fortsetzen, sondern auch mit dem rechten Habenularganglion in Verbindung stehen, und für *Lampreta wilderi* wird nur die letztere Beziehung angegeben. Im Hohlraum der Blase laufen zarte Protoplasmastränge von einer Seite zur anderen, die als Ausläufer der Stützzellen oder einer syncytialen Masse gedeutet werden, vermutlich aber nur geronnenes Sekret und abgestoßene Zellen sind.

Die untere Sinnesblase, das Parietal- oder Parapinealorgan (**714** *Pa*), liegt direkt einem kleinen Ganglion parapineale (*Ha*) auf, welches als der vorderste Abschnitt des linken Habenularganglions

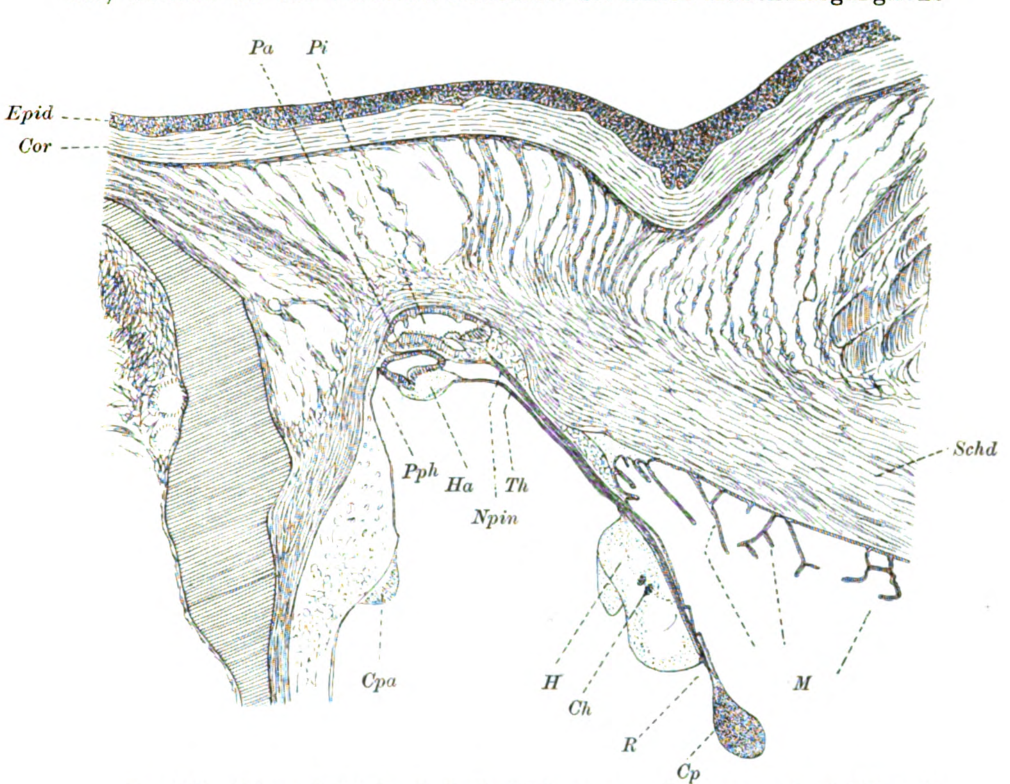


Fig. **714.** Längsschnitt durch die Parietalaugen von *Petromyzon fluviatilis* nach Studnicka. *Epid* Epidermis, *Cor* Corium, *Cpa* Commissura anterior, *Cp* Commissura posterior, *Ch* Com. habenularis, *H* linkes Ganglion habenulae, *Ha* dessen vorderes Ganglion parapineale, *M* Mittelhirn mit Plexus chorioideus, *Npin* Nervus pinealis, *Pph* Paraphyse, *Pa* Parietalorgan, *Pi* Pinealorgan, *Schd* Schädel, *Th* Tractus habenularis, *R* Recessus pinealis.

anzusehen ist und mit ihm durch einen Faserstrang (Tractus habenularis, *Th*) in Verbindung steht. Dieses kleine Bläschen ragt etwas weiter nach vorn vor als das obere, mit dem es im Bau im wesentlichen übereinstimmt. Ein Unterschied besteht darin, daß die untere Wand stets pigmentfrei ist und in der Regel auch die obere, zuweilen aber erscheint die letztere schwarz (degeneratives Pigment, vgl. S. 377), was also für das Eindringen von Lichtstrahlen sehr unzweckmäßig ist. Die Sinneszellen kommen in der oberen und unteren Wand vor, ihre Endknöpfe liegen aber dicht an der Epithelgrenze. Die Nervenfasern

lassen sich teils durch das Parapinealganglion hindurch zum linken, teils zum rechten Habenularganglion verfolgen.

Aus den angegebenen Tatsachen lassen sich folgende Schlüsse ziehen: 1) Pineal- und Parietalorgan sind so ähnlich gebaut, daß man sie als Glieder eines Paares auffassen kann. Dem größeren Pinealorgan entspricht das größere rechte Ganglion habenulae, dem kleineren Parietalorgan das kleinere linke Ganglion; diese Ganglien können als

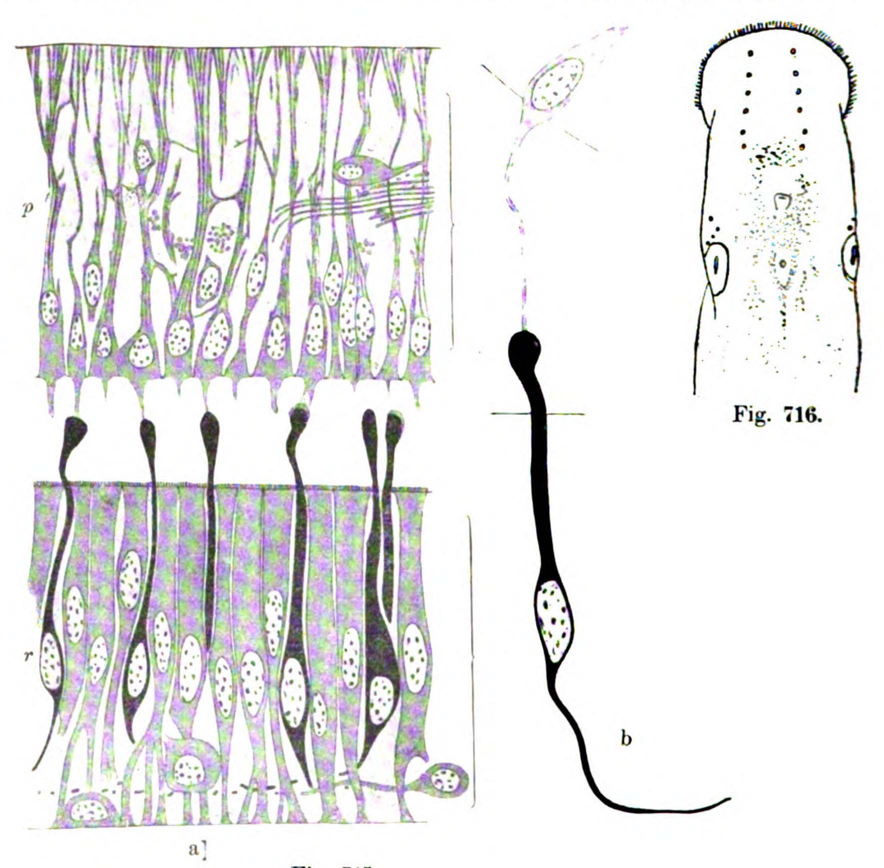


Fig. 715. a Pellucida (*p*) und Retina (*r*) des Pinealauges von *Petromyzon marinus*. b Sinneszelle aus demselben Organ von *Petr. planeri* in Verbindung mit einer Pellucidazelle. Nach STUDNICKA. Die Sinneszellen sind mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt, diejenigen der Pellucida fehlen in der Zeichnung.

Fig. 716. Kopf von *Petromyzon Planeri* von oben gesehen, mit Scheitelfleck zwischen den Augen. Davor das Nasenloch. Nach STUDNICKA.

die ursprünglichen Centren dieser Sinnesorgane angesehen werden, welche später weiter nach hinten verlegt wurden. 2) Die zahlreichen Sinneszellen in der oberen und unteren Wand der beiden Bläschen beweisen, daß diese ursprünglich Sinnesorgane waren und vielleicht in rückgebildeter Form noch jetzt sind. Ihre Lage und der Scheitelfleck der Haut lassen nur die Annahme einer optischen Funktion zu. *Petromyzon* besitzt also ein rudimentäres rechtes Pinealauge und ein

linkes, noch weiter rückgebildetes Parietalauge. Beide liegen in der Mediane und das rechte über dem linken. Bei *Geotria australis* hingegen liegt das kleine untere Organ noch ein klein wenig nach links und nach vorn vom rechten. Die *Macrophthalmia*-Larve von *Geotria chilensis* besitzt nach Untersuchung eines Exemplars überhaupt keine Parietalorgane; daß sie aber früher vorhanden gewesen sind, geht aus dem Fehlen des Hautpigments zwischen den Augen hervor, wodurch ein heller ovaler Fleck gebildet wird (**612** A). Darnach ist anzunehmen, daß sie bei der erwachsenen *G. chil.* auch fehlen.

Stellen wir uns auf den Boden dieser Theorie, so werden folgende Verhältnisse verständlich:

a) Beide Organe entstehen ontogenetisch wie die Seitenaugen als Ausstülpungen des Gehirns, und ihre Anlagen liegen bei Fischen, Amphibien und Eidechsen in derselben Querebene (vgl. das Schema **710**).

b) Bei Sauriern zeigt das Parietalorgan in unverkennbarer Weise den Bau eines Auges (**723**).

c) Eine Beeinflußbarkeit durch Lichtstrahlen ist nachgewiesen worden für das Pinealorgan der Knochenfische und das Parietalorgan der Eidechsen.

Durch die Ausbildung der Seitenaugen wurden diese dorsalen Richtungsaugen überflüssig und verkümmerten, wobei das rechte Organ mit dem proximalen Teile sich in eine Drüse mit innerer Sekretion, die Epiphyse, umwandelte. Dadurch wurden beide Organe in die Mediane verlagert und einige andere cänogenetische Unterschiede hervorgerufen: der Pinealnerv geht aus dem Stiel des Organs hervor, während das Parietalorgan sich sehr frühzeitig vom Gehirn abschnürt, so daß der N. parietalis vom Gehirn aus als selbständige Bildung gegen das Organ vorwächst.

Die Rückbildungsreihe des Pinealorgans und seine Umwandlung in die Epiphyse.

Bei den Anuren, Kaulquappen und erwachsenen Tieren, findet sich häufig zwischen den Augen ein heller Scheitelfleck, der allerdings bei den verschiedenen Arten und auch individuell sehr variiert und nicht selten vermißt wird. Am besten ist er bei *Rana fusca* sichtbar (**717**). Hier liegt dicht unter der Epidermis und nach außen vom Schädel ein kleines Bläschen, dessen Nerv den Schädel durchbohrt und sich mit der Epiphyse verbindet (**718**). Es scheint nur bei *Hyla* zu fehlen. Die Fasern des Nerven lassen sich in der Wand der Epiphyse bis zur Commissura posterior verfolgen. Der Nerv geht aus dem ursprünglich hohlen Stiel hervor, dessen basale Erweiterung die Zirbel (*Ep*) bildet. Die Verhältnisse sind also noch sehr ähnlich denjenigen von *Petromyzon*, auch darin, daß die untere Wand der Endblase dicker ist als die obere.

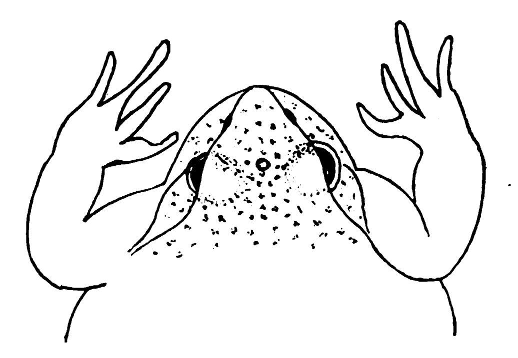


Fig. 717. Scheitelfleck von *Rana fusca* ♂. Nach STIEDA.

Pigment fehlt mit Ausnahme von *Bombinator*. Sinneszellen scheinen hier wie auch in der schlauchförmigen Zirbel vorzukommen.

Bei **Selachiern**, **Ganoiden** und vielen **Knochenfischen** finden wir das nächste Rückbildungsstadium: einen langen Schlauch, welcher den Schädel nicht mehr durchbricht, sondern innerhalb der

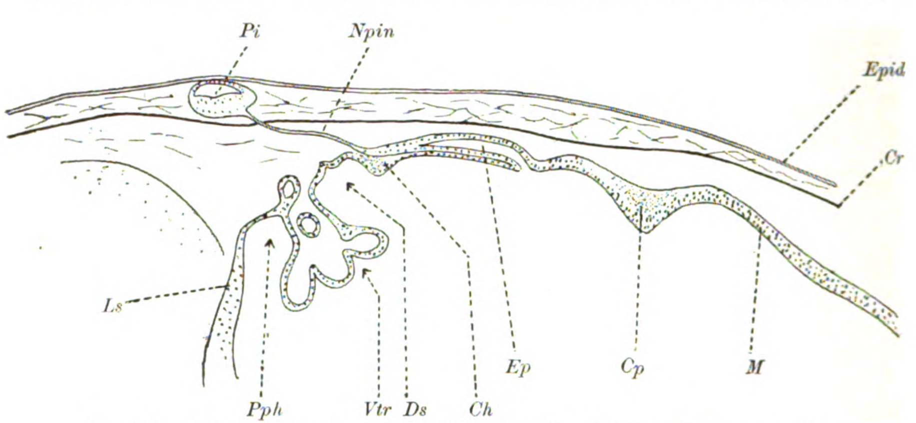


Fig. 718. Parietalgegend und Pinealauge einer älteren Larve von *Rana temporaria* nach BRAEM. *Cr* Primordialcranium, *Ds* Dorsalsack, *Ep* Epiphyse, *Ls* Lamina terminalis, *Vtr* Velum transversum. Sonst wie 714.

Schädelhöhle mit einer Endblase abschließt, in deren Wand Sinneszellen und ein Plexus von Ganglienzellen nachgewiesen sind. Bei *Squalus acanthias* scheiden die Sinneszellen Stäbchen aus, die eine gewisse Aehnlichkeit mit Retinastäbchen aufweisen (**721**), da sie ein

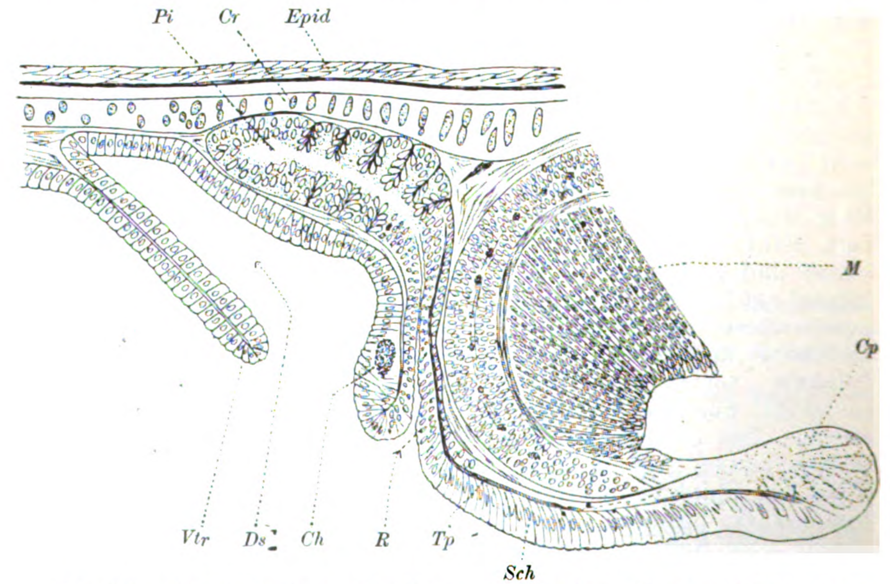


Fig. 719. Schnitt durch die Parietalgegend eines 25 cm langen *Salmo purpuratus*, nach HILL. *Tp* Tractus pinealis, *R* Recessus pinealis, *Sch* Schaltstück. Sonst wie 714 und 718.

Innenglied (*Igl*) und ein sehr vergängliches Außenglied (*Agl*) erkennen lassen. In dem letzteren können Spiralfasern auftreten, wie sie von Retinastäbchen bekannt sind. Auf diesem Stadium beginnt nun die Umwandlung des Pinealorgans in die drüsige Epiphyse. Bei manchen Knochenfischen zeigt sich diese durch Faltenbildung in der Endblase (**719**), während bei Selachiern die proximale Partie des Schlauches sich verbreitert und bei Sauriern und *Sphenodon* (**720**) diese Region zu einer stark gefalteten Epiphyse wird, welche meist in einen langen, auf das Parietalauge zustrebenden Zipfel ausläuft, wodurch die ursprüngliche Beziehung zu einem zweiten Scheitelauge deutlich zum Ausdruck kommt. Bei der Ellritze (*Phoxinus laevis*) findet sich über der Epiphyse ein durchscheinender Scheitelfleck. Wird dieser an einem

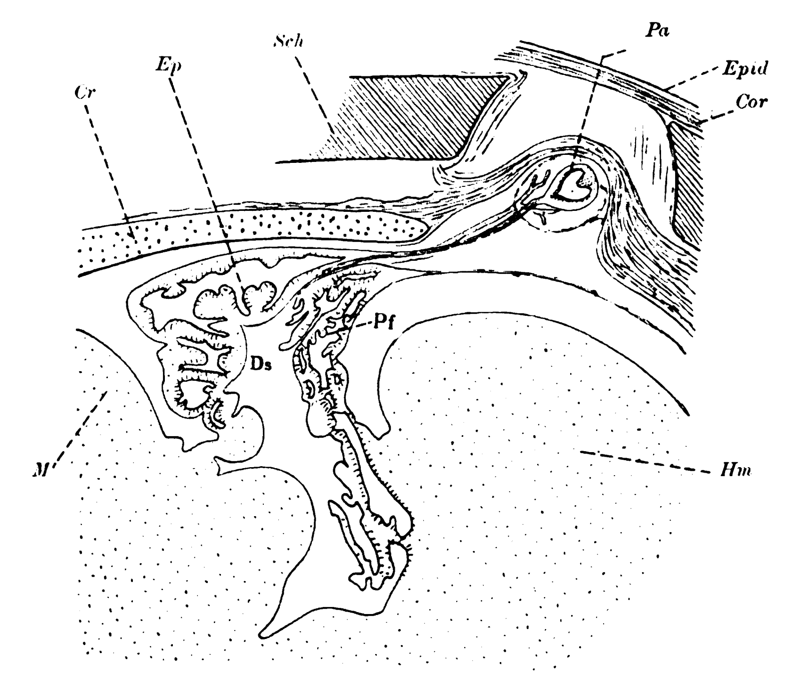


Fig. **720**. Schnitt durch die Parietalgegend eines erwachsenen *Sphenodon* nach Spencer. *Hm* Hemisphäre, *Pf* Paraphyse, *Sch* Schädel mit Foramen parietale. Sonst wie **714** und **718**.

geblendeten Tier belichtet oder elektrisch gereizt, so werden die Chromatophoren der Haut sofort ausgestreckt, und es erfolgt Verdunkelung des ganzen Körpers, während sie bei Beschattung sich zusammenziehen und den Körper hell färben, ein Beweis, daß das Organ bei diesen Knochenfischen noch lichtempfindlich ist. Der S. 385 erwähnte *Haplochilus* mit seinem von der Lichtintensität abhängigen Scheitelfleck sollte daraufhin untersucht werden, ob die Umfärbungen durch die Augen oder durch das Pinealorgan reguliert werden. Indem nun der Zipfel fortfällt und sich nur die basale Portion mit mehr oder weniger stark gefalteter drüsiger Wandung erhält, entsteht der Zustand, welcher bei den Amphibien, Schlangen, Schildkröten, Vögeln und

Säugern angetroffen wird. Für die Vögel ist die Bildung vieler hohler Seitenfollikel (**722**) charakteristisch, deren Entfernung nach Foà beim Hahn eine Vergrößerung der Hoden und des Kamms bewirkt, während bei den Säugern zahlreiche solide drüsige Seitenlappen angetroffen werden.

Endlich bei *Myxine*, Torpedo, Krokodilen ist die höchste Stufe der Rückbildung erreicht: das Organ ist vollständig verschwunden und wird nicht einmal ontogenetisch angelegt.

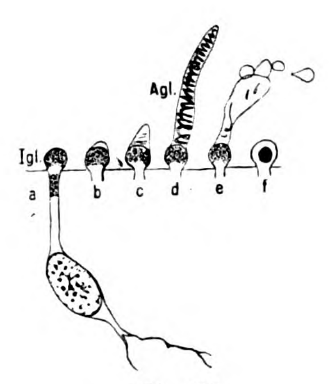


Fig. **721**.

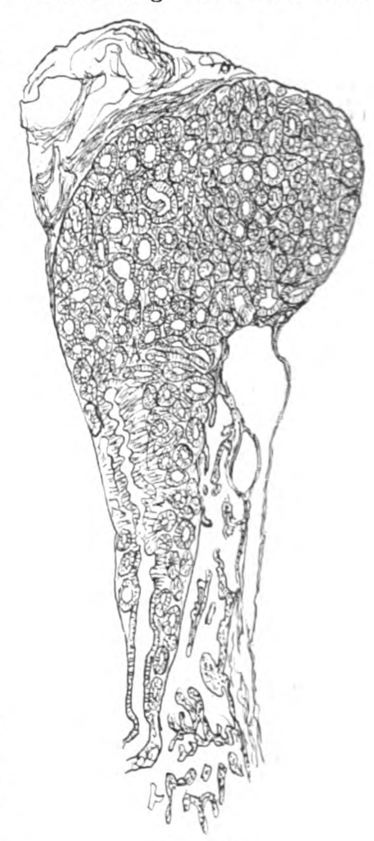


Fig. **722**.

Fig. **721**. Sinneszellen aus der Epiphyse von *Squalus acanthias* nach Holmgren. *Igl* Innenglied, *Agl* Außenglied. *a—f* Umwandlungsstadien des Außenglieds, welches in *d* sehr groß geworden ist und dann platzt.

Fig. **722**. Längsschnitt durch die Epiphyse von *Meleagris gallopavo* nach Studnicka.

Die Rückbildungsreihe des Parietalorgans.

Auf der höchsten Stufe eines Parietalauges steht dieses Organ bei *Sphenodon* und vielen Sauriern. Es liegt bei ersterer Gattung (**720**) unter dem Foramen parietale, bei diesen in ihm. Die Aehnlichkeit mit einem Sehorgan ist besonders groß, wenn die Vorderwand der Blase zu einer Linse verdickt ist, wie dies bei *Sphenodon* und manchen Eidechsen (*Anolis* und anderen Iguaniden, *Pseudopus, Anguis, Varanus*, manche Lacerten) der Fall ist. Aber selbst wenn die Vorderwand nicht die Form einer Linse hat (**723**), bleibt die Aehnlichkeit mit einem Auge durch die Zusammensetzung der becherförmigen Retina aus Sinneszellen und Pigmentzellen bestehen. Die Haut über dem Auge ist pigmentfrei, und bei Sauriern liegt dieser Scheitelfleck sehr häufig in der Mitte einer besonderen Cornealschuppe (**724**) und läßt das unpaare Auge hindurchschimmern. Die Histologie ist ganz anders als bei den Seitenaugen der Wirbeltiere und kann höchstens mit den Blasenaugen vieler Wirbellosen (**412** C) verglichen werden, was ja auch für das Pinealauge von *Petromyzon* gilt, da die Wand der Blase von einem einschichtigen Epithel gebildet wird und die Sinneszellen der Retina dem Lichte zu-

gewandt sind. Bei der am genauesten untersuchten *Lacerta agilis* besteht die Retina (**724**) aus pigmentfreien Sehzellen, welche die äußeren

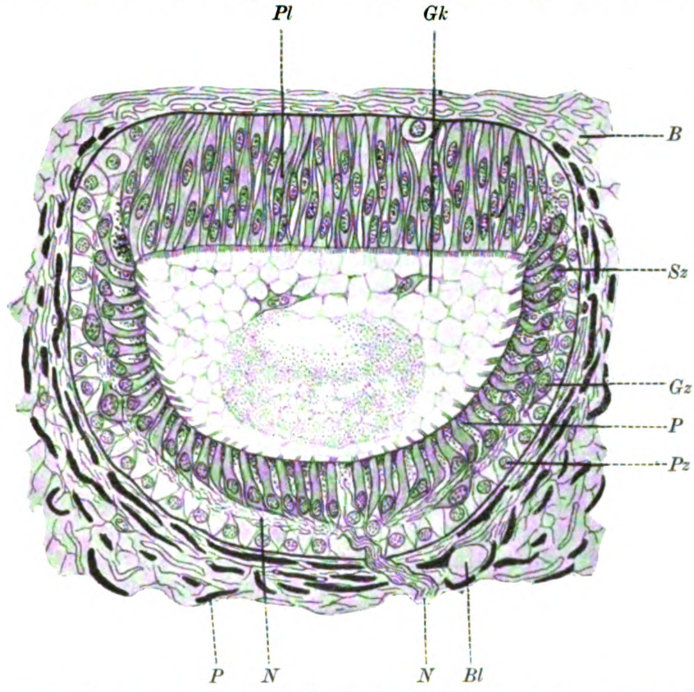


Fig. 723. Sagittalschnitt durch das Parietalauge von *Lacerta agilis* nach NOWIKOFF. $^{250}/_{1}$. *Pl* Pellucida, *Gk* Glaskörper, *B* Bindegewebe, *Sz* Sehzelle, *Gz* Ganglienzelle, *P* Pigment in Lichtstellung, *Pz* Pigmentzelle, *Bl* Blutgefäß, *N* Nerv.

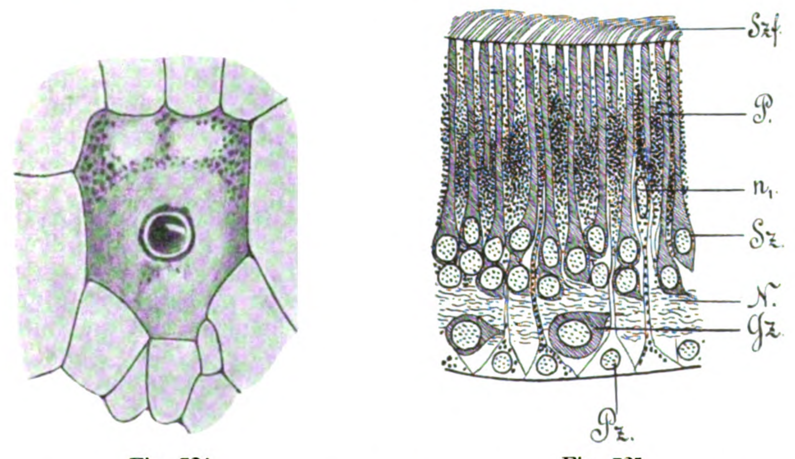


Fig. 724. **Fig. 725.**

Fig. 724. Cornealschuppe einer *Calotes*-Eidechse mit durchsichtigem Scheitelfleck, durch den das Parietalauge hindurchschimmert. Nach SPENCER.

Fig. 725. Längsschnitt durch die Retina des Parietalauges von *Anguis fragilis* nach NOWIKOFF. $^{750}/_{1}$. *Szf* Fortsätze der Sehzellen, n_1 Kern einer Pigmentzelle, welche zwischen den Sehzellen liegt. Das Pigment befindet sich in Dunkelstellung. Sonst wie **723**.

zwei Drittel einnehmen und mit einem Aufsatz in das Lumen der Blase hineinragen, der nicht wie ein Stäbchen, sondern wie verklebte Cilien aussieht und im Zusammenhang steht mit dem Netzwerk des Hohlraums; ferner aus pigmentierten Stützzellen, welche bis zur Basis reichen und hier meist ihre Kerne besitzen, endlich aus großen Ganglienzellen, welche der von den Nervenfasern der Sehzellen gebildeten Schicht eingelagert sind. Diese Schicht liegt proximal von dem Ende der Sehzellen und läßt den Nervus parietalis (**723**) aus sich hervorgehen. Die Vorderwand weist hohe Zellen auf, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen. Bei Jugendformen dieser Art ist sie zuweilen noch linsenförmig, wie denn überhaupt diese Pellucida bei manchen Arten sehr variabel ist. Bei der Blindschleiche enthält sie zuweilen etwas Pigment, welches bei *Varanus giganteus* sogar in ziemlicher Menge vorkommt. Bei *Lacerta* und *Anguis* sind zuweilen bläschenförmige Abschnürungen, sog. Nebenparietalorgane, beobachtet worden. Der sog. Glaskörper des Hohlraums enthält einige verästelte Zellen in einem Netzwerk, dessen Stränge sich mit den Zellen der Vorder- und Hinterwand verbinden. Ich deute sie als abgestoßene Zellen und geronnene Sekretfäden. Nowikoff fand, daß das Pigment der Retina nach längerer Belichtung sich dicht unterhalb der Limitans interna ansammelt (**723**), während es bei den Tieren, die längere Zeit im Dunkeln gehalten wurden, mehr nach außen rückt (**725**). Das Parietalauge besitzt also noch eine gewisse Lichtempfindlichkeit. Trotzdem muß es als rudimentäres Organ gelten, denn wenn bei geschlossenen Augen Lichtstrahlen auf dasselbe geworfen oder Gegenstände vor ihm hin und her bewegt werden, so reagieren die Eidechsen nicht darauf. Der N. parietalis entspringt aus der Commissura habenularis und erhält sich bei Lacerten und der Blindschleiche während des ganzen Lebens, während er bei anderen Sauriern im Alter verkümmert. Die nächste Stufe der Rückbildung zeigt das Organ bei *Petromyzon* (**714**), *Amia* und *Chamaeleo*. Es ist ein ganz kleines, aber noch mit einem Nerven versehenes Bläschen geworden ohne deutliche Sonderung in Pellucida und Retina, welches aber während des ganzen Lebens nachgewiesen werden kann. Pigment fehlt oder ist nur spärlich vorhanden. Bei Knochenfischen tritt es nur in der Jugend auf und fehlt im Alter. Auch die *Macrophthalmia*-Larve von *Geotria chilensis* zeigt nichts mehr von den Parietalorganen, während sie bei *Geotria australis* noch vorhanden sind.

Als letztes Stadium ist zu verzeichnen, daß das Parietalorgan bei Selachiern, Dipnoi, Amphibien, Schlangen, Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugern als Regel überhaupt nicht mehr angelegt wird. Ausnahmsweise können in der Ontogenie noch paarige Ausstülpungen auftreten, die aber dann miteinander verschmelzen und die Epiphyse aus sich hervorgehen lassen. So bei *Squalus acanthias, Rana, Bufo, Triton.* Ein vollständiger Schwund des Parietalauges ist schon bei manchen Sauriern eingetreten; so bei Geckonen, *Zonosaurus, Voeltzkowia.* Bei ersteren tritt es nicht einmal in der Ontogenie auf, und auch die Cornealschuppe, der Scheitelfleck und das Foramen parietale fehlen. Die Embryonen von *Sterna hirundo, Larus-* und *Anser*-Arten zeigen auf sehr frühen Stadien, vor Bildung der Federn, über der Zirbeldrüse einen schwarzen Pigmentfleck im Corium und darüber einige Epidermisleisten (**726**). Das Zusammentreffen beider Bildungen an dieser Stelle



ist so eigentümlich, daß man darin wohl den letzten Rest eines früheren Parietalorganes und einer Cornealschuppe sehen kann.

Alle diese phyletischen Veränderungen der beiden Stirnaugen sind ein gutes Beispiel von Orthevolution, denn die Rückbildungen spielen sich in allen Klassen und Ordnungen unabhängig voneinander in derselben Weise ab, weil mit der steigenden Ausbildung und Beweglichkeit der Lateralaugen die dorsalen Richtungsaugen überflüssig wurden. Es ist nicht auffallend, daß die in so vielen Organen primitiven Cyklostomen noch beide Organe in augenähnlicher Ausbildung aufweisen; ihr vollständiger Schwund bei *Macrophthalmia* hängt wohl mit der Größe der Seitenaugen zusammen. Das doppelte Stirnauge muß auch noch den Urtetrapoden eigen gewesen sein, denn bei den Anuren (**718**) finden wir das rechte Pinealorgan, bei den Sauriern das linke Parietalorgan (**720**) als Bläschen dicht unter der Haut. Es läßt sich nicht sicher angeben, warum bald die eine, bald die andere Seite sich als Richtungsauge länger erhielt. Vermutlich wurde immer das



Fig. 726. Links: Scheitelfleck eines älteren Embryos von *Larus glaucus*. Rechts: ein Schnitt durch denselben. Nach KLINCKOWSTRÖM.

Organ bevorzugt, welches über dem andern lag und daher dem Lichtreiz mehr ausgesetzt war. Paramediane Organe haben sehr oft die Neigung, in die Mediane zu rücken. Dabei schob sich in diesem Falle das eine Organ über das andere und das untere degenerierte zuerst. *Petromyzon* (**714**) zeigt das rechte Pinealorgan zu oberst und daher besser entwickelt als die andere Seite. Ebenso war es wahrscheinlich bei den Vorfahren der Anuren, während bei *Sphenodon* und den Sauriern umgekehrt das linke Parietalorgan zufällig in die bevorzugte Stellung rückte. Die Umwandlung in die Epiphyse, also in eine blutreiche Drüse mit innerer Sekretion, hängt damit zusammen, daß das Dach des Zwischenhirns oder bei *Petromyzon* des Mittelhirns (**714** *M*) sehr reich ist an Blutgefäßen, welche sich hier in den Ventrikel einstülpen, um ihn mit ernährender Flüssigkeit zu versorgen (vgl. I, S. 512, 525, Plexus chorioideus). Daß nur ein Organ diesen Funktionswechsel durchmacht, erklärt sich aus der medianen Lage. Vielleicht gibt es auch einzelne primitive Formen mit doppelter Epiphyse. Die in **720** von Sphenodon mit *Pf* bezeichnete Bildung macht z. B. den Eindruck einer linksseitigen Epiphyse.

XV. Kapitel.

Phylogenie (Entstehung, Vervollkommnung, Vererbung) der Sinnesorgane.

Wir haben in den vorhergehenden Kapiteln eine schier unübersehbare Fülle der verschiedensten Sinnesorgane geschildert und dabei vielfach Gelegenheit gehabt zur Erörterung descendenztheoretischer Probleme. Ich verweise hier auf das, was bei verschiedenen Gelegenheiten über homoiologe Organe und über konvergente Einrichtungen gesagt wurde (s. Register). Trotz der hierdurch bedingten Schwierigkeiten ließen sich die Sinnesorgane sehr wohl zur Aufklärung der stammesgeschichtlichen Beziehungen verwenden (s. Register unter Phylogenie). Bezüglich der bei der Vervollkommnung wirksamen Kräfte habe ich an Beispielen zu zeigen versucht, daß der Selektion zufällig entstandener richtungsloser Variationen sicherlich eine außerordentliche Bedeutung zukommt, aber ich habe auch auf viele Einrichtungen hingewiesen, welche für die Lamarckistische Auffassung sprechen, daß die Reize der Umwelt, Gebrauch und Nichtgebrauch die Entstehung der Sinnesorgane und ihre Vervollkommnung beeinflussen. In diesem Schlußkapitel sollen die wichtigsten phylogenetischen Probleme noch einmal kurz zusammengefaßt und erweitert werden.

1. Phyletische Entstehung der Sinnesorgane und Zurückweisung der Theorie der Wechselsinnesorgane. Ich knüpfe an das an, was am Schlusse des ersten Kapitels hierüber gesagt wurde. Wir sprechen nur dann von Sinnesorganen, wenn Sinneszellen, die mit einem Nervensystem verbunden sind, vorliegen. Die Protisten besitzen nach dieser Terminologie nur „sensible Organellen", die vielzelligen Pflanzen gewisse „Sensorien". Die Meinungen der Forscher sind sehr geteilt über die Frage, welche Sinnesorgane den Urmetazoen zukamen und wie ihre weitere Entwicklung erfolgte. Es stehen sich zwei Auffassungen gegenüber, die sich schwerlich auf einer mittleren Linie vereinigen lassen. Ich schicke voraus, daß wir uns die primitivsten Metazoen (s. I S. 75) als blastulaartige freischwimmende Blastäen mit einem äußeren Epithel und mit zentralem Mesenchym zu denken haben, die auf späterer phyletischer Stufe zu doppelwandigen Gasträen wurden. Die eine Auffassung, welche in NAGEL ihren Hauptvertreter hat, die aber auch von RANKE, HAECKEL, WUNDT, JOURDAN, LEYDIG, O. und R. HERTWIG und, wenn ich ihn recht verstehe, von LANG in ähnlicher Weise ausgesprochen worden ist, nimmt an, daß die Gasträen Sinnesorgane besaßen, deren Sinneszellen gleichzeitig oder nacheinander für die verschiedensten Reizarten empfänglich waren. Eine solche Sinneszelle konnte mechanische, thermische, chemische und optische Reize aufnehmen und entsprechend verschiedene Empfindungen in der mit ihr verbundenen Ganglienzelle hervorrufen. Sie war also eine „Universalsinneszelle", wie ein hochstehendes Protozoon, etwa ein *Paramaecium* es in gewisser Hinsicht ist. Solche Zellen bildeten zusammen ein „Universalsinnesorgan". WUNDT bezeichnet das letztere als pantotrop. Aus ihm wurde auf der nächsten phyletischen Stufe das polytrope „Wechselsinnesorgan" („Uebergangssinnesorgan" von RANKE, „gemischtes Sinnesorgan" von HAECKEL), das schon



für einige Reizarten unempfänglich geworden war, aber noch auf mehrere reagierte, z. B. auf taktische und Schallreize oder auf Riech- und Schmeckreize. Da wir von verschiedenen Modalitäten der Sinnesempfindung sprechen, habe ich früher die Wechselsinnesorgane als plurimodal oder plurisensibel bezeichnet. Aus ihnen gingen die monotropen (unimodalen) „spezifischen Sinnesorgane" hervor durch Anpassung an denjenigen Reiz, welcher das Organ am häufigsten traf und so zu dem adäquaten Reiz wurde. Nach Meinung jener Forscher kommen Wechselsinnesorgane noch jetzt bei niederen Metazoen vor. Gegen diese phyletische Reihe: pantotropes Universalsinnesorgan → polytropes Wechselsinnesorgan → monotropes spezifisches Sinnesorgan lassen sich sehr viele Einwendungen machen, so daß ich sie ablehne und mich EIMER anschließe, welcher den Gastträen nur ein Tastvermögen zuschreibt durch überall zerstreute Tastzellen. Diese konnten allerdings auch durch nichtmechanische Agentien gereizt werden, aber „Licht-, Hör-, Riech- und Schmeckreize werden ursprünglich nicht als solche, sondern als Tastreize empfunden". „Licht wirkt wie ein schmerzhafter Tastreiz" auf die niedersten Metazoen. Der Gegensatz der Meinungen läuft also darauf hinaus, ob man mit EIMER an dem MÜLLERschen Satz von der spezifischen Sinnesenergie (s. S. 7), nach dem eine Sinneszelle nur eine Art der Empfindung auslösen kann, festhält, oder ob man den primitivsten Metazoen Sinneszellen zuschreibt, welche plurimodal sind. Wir bewegen uns hier auf einem sehr hypothetischen Gebiet, denn wenn es schon schwer hält, sich von der Welt der Empfindungen eines Käfers oder eines Regenwurms eine Vorstellung zu machen, so ist es fast unmöglich, sich darüber ein Urteil zu bilden, was ein recenter nervenloser Schwamm empfindet bzw. was er nicht empfindet, oder gar wie eine in grauer Urzeit umherschwimmende Gasträade sich hinsichtlich ihrer Empfindungen verhielt. Aber trotzdem hoffe ich zeigen zu können, daß wie bei so vielen phyletischen Fragen, auch hier eine alle bekannten Tatsachen berücksichtigende Analyse zu einer befriedigenden Auffassung gelangen kann. Wir haben davon auszugehen, daß die primitiven Metazoen überall zerstreute einzelstehende Tastsinneszellen besaßen, aber noch keine vielzelligen Tastorgane, denn diese fehlen noch bei Hydren, vielen Polypen und Actinien. Außerdem gibt es kein Protozoon, überhaupt kein Tier ohne Tastempfindlichkeit. Wir haben ferner davon auszugehen, daß alle Körperzellen für sehr starke, das Eiweiß zerstörende Reize, gleichgültig welcher Art, empfindlich waren, denn alles Protoplasma ist reizbar und sensibel (vgl. I S. 18). Dabei verstehe ich unter Reizbarkeit, Irritabilität, die mehr äußere Eigenschaft, daß die von außen kommenden Energien auf das Protoplasma verändernd einwirken, unter Sensibilität die mehr innere psychische Komponente, daß die Veränderung eine Empfindung, ein Gefühl erzeugt in der zugehörigen Ganglienzelle, vielleicht auch schon in der Sinneszelle selbst. Die durch starke zerstörende Einflüsse ausgelöste Empfindung kann man allgemein als Schmerz bezeichnen. Sehr wahrscheinlich war das Schmerzgefühl bei einem starken Lichtreiz anders als bei einer starken Säure. NAGEL und seine Anhänger werden die Schmerzempfindlichkeit nicht bestreiten, nur ZIEGLER wird sie bezweifeln, da er die Ansicht vertritt, daß man selbst von einem sich krümmenden Regenwurm nicht behaupten kann, daß er Schmerz empfindet. Dann kann man mit demselben Rechte sagen, daß das Seelenleben erst mit der grauen

Gehirnrinde eines Säugers beginnt. Wie ich I S. 26 angedeutet habe. fällt der Schnitt zwischen beseelter und unbeseelter Substanz zusammen mit der Kluft zwischen organischer und anorganischer. Stellt man sich nicht auf diesen Standpunkt, so ist der außerordentlich große Gegensatz zwischen toter und belebter Körperwelt nicht verständlich. Das Urmetazoon hatte also zerstreute Tastzellen und außerdem waren alle seine Zellen schmerzempfindlich. Starke Reize der verschiedensten Art erzeugten in ihm das Gefühl des Unbehagens. Damit war die Grundlage gelegt für eine Differenzierung der übrigen Sinne. Wie der uns so unsympathische Krieg nach dem griechischen Weisen (πόλεμος πάντων πατήρ) und nach der Lehre vom Kampf ums Dasein eine Hauptbedingung für den phyletischen Anstieg ist, so ist der uns ebenfalls so widerwärtige Schmerz der Ausgangspunkt aller jener Entwicklungen. die schließlich zu der Bildung unseres Ohrs und unseres Auges und damit zum Grundquell aller Kultur und allen Lebensgenusses geführt haben. Damit wird den Pessimisten die Basis einer lebensverneinenden Philosophie entzogen und über Schmerz und Not hinweg die Brücke zu einer lebensbejahenden idealistischen Weltanschauung gelegt. Der nächste Schritt war, daß zu dem Gefühl des Unbehagens bei starken Reizen das Gefühl des Behagens, der Lust bei schwächeren Reizen kam. Wie wir in unserm Magen viel leichter ein ausgesprochen unangenehmes Gefühl haben bei Genuß zu reichlicher oder verdorbener Nahrung als ein deutlich angenehmes bei guter Nahrung, oder wie das Gefühl der Ermüdung viel stärker empfunden wird als das der normalen Ruhe, so ist allgemein das Lustgefühl als eine höhere phyletische Stufe anzunehmen, der das Unlustgefühl voranging. Der Grund hierfür ist leicht einzusehen, denn das letztere ist viel wichtiger, da es als warnendes Signal dient. Außerdem hat sich jeder Organismus an den normalen Zustand mehr oder weniger gewöhnt. Man wird wohl nicht fehlgehen in der Annahme, daß die Entwicklung eines solchen dumpfen Allgemeingefühls für die verschiedensten Reize nach der posisiven und negativen Seite (Lust und Unlust) erfolgte als Antwort auf oder, wie wir auch sagen können, in Anpassung an die Reize der Umwelt. EIMER weist mit Recht darauf hin, daß die Sinnesorgane immer an den Stellen des stärksten Reizes liegen. Tastorgane finden wir an den besonders exponierten Körperstellen; Geruchsorgane dort, wo der Wasser- oder der Luftstrom die Haut trifft; Augen an den dem Lichte zugewandten Körperflächen, daher meist oben auf dem Kopf, aber bei *Pecten* und *Cardium* am Mantelrande, bei *Chiton* (**441**), *Oncidium* (**436**) und vielen Turbellarien (**392**) auf der ganzen Dorsalseite, bei *Branchiomma* (**406**) und anderen tubicolen Würmern auf den aus der Röhre weit ausgestreckten Kiemen; Seitenorgane der Fische an den drei Längslinien (**61**, **82**, **87**) der Dorsal-, Ventral- und Mittelkante der Körperseite, an denen das vorbeiflutende Wasser am stärksten wirkt usf. Dazu kommt als zweites Lagegesetz, daß die Sinnesorgane in der Nähe von Nervenzentren auftreten, daher mit Vorliebe am Kopf, wo sich zuerst die Gehirnganglien ausbilden. Der Grund für diese Erscheinung ist die enge phyletische und funktionelle Korrelation, welche zwischen den Sinnesorganen und ihren Zentren besteht. Die letzteren entstehen dort. wo die ursprünglich diffusen, subepithelialen Ganglienzellen durch die ihnen von den Sinneszellen zufließenden Reize zur Vermehrung und Konzentration angeregt werden (vgl. I, S. 383, 473, 593). Wir gelangen so zu dem Satze. daß **jedes Sinnesorgan entstand in**



Anpassung an seinen adäquaten Reiz. Diejenigen Körperstellen, die besonders dem Lichte ausgesetzt waren und gleichzeitig in der Nähe eines Zentralorgans lagen, wurden zu einem Auge, vorausgesetzt daß auch die sonstigen Verhältnisse hierfür günstig waren; diejenigen, welche in der Mundhöhle mit vielen chemischen Reizstoffen in Berührung kamen, zu einem Geschmacksorgan usf. Es sollte mich nicht wundern, wenn die merkwürdige Lage des Bauchauges beim Palolowurm (**404**, **409**) direkt neben dem Bauchmark darin seine Erklärung findet, daß das mit Geschlechtsstoffen gefüllte Hinterende beim Schwimmen die Bauchseite nach oben kehrt. Die Schwerkraft wirkt auf alle Körperteile in derselben Weise ein. Daher sind statische Organe an keine bestimmte Region gebunden. Sie können überall dort auftreten, wo ein Zentrum in der Nähe liegt und wo die Bildung eines Statolithen möglich ist. Wir finden sie zwar überwiegend im Kopf, aber bei Medusen am Glockenrande, bei *Mysis* und *Anthura* in der Nähe des hintersten Abdominalganglions (**119** D). Wenn nun der spezifische Reiz sich sein adäquates Sinnesorgan schuf, d. h. wenn die Körperzellen auf Grund ihres dumpfen Allgemeingefühls für starke Reize sich allmählich immer mehr an diesen Reiz anpaßten und durch fortwährende Uebung sich vervollkommneten, dann waren die Sinnesorgane von vornherein monotrop. Es gilt für sie von Anfang an das Gesetz der spezifischen Sinnesenergie (s. S. 7), welches man auch nennen kann das Gesetz der spezifischen Disposition, da jedes Sinnesorgan für eine bestimmte Reizart disponiert ist. NAGEL kam zu seiner Theorie der Wechselsinnesorgane nicht durch einwandfreie Beobachtungen, sondern aus allgemeinen Erwägungen. Da die Metazoen von den Protozoen abstammen und da die Einzeller sehr häufig die verschiedensten Reize verschieden beantworten, so glaubte er aus descendenztheoretischen Ueberlegungen auch den primitivsten Metazoen solche universelle Sinnesorgane zuschreiben zu müssen. Dieser Gedankengang ist irrig, denn die Metazoen leiten sich wahrscheinlich von wenig spezialisierten koloniebildenden Flagellaten ab, von denen nicht anzunehmen ist, daß sie in gleicher Weise für die verschiedensten Reize empfänglich waren. Selbst für die hochstehenden Ciliaten trifft dies nicht zu, da die meisten von ihnen z. B. auf gewöhnliches Licht nicht reagieren. Ferner ist zurzeit kein Protozoon bekannt, welches Schallreize wahrnimmt. Auch statische Organe oder solche, die zum Riechen dienen, sind bei ihnen nicht beobachtet worden. Die Lehre von dem Universalsinnesorgan der Protozoenzelle ist also an sich schon hinfällig, wenn man darunter eine Empfänglichkeit für alle die Reizarten versteht, welche auf höhere Tiere einwirken. Die Protozoen scheinen überwiegend nur auf mechanische, chemische und thermische Reize zu reagieren, und nur einige Formen sind auch phototropisch und geotropisch veranlagt. Ich schließe daraus, daß bei den Protozoen genau wie bei den Metazoen die Empfindlichkeit für verschiedene Sinnesreize im Laufe der Phylogenie zugenommen hat, und zwar wieder in Anpassung an die Reize, denen sie ausgesetzt waren.

Außer diesen allgemeinen Gründen, welche gegen die Theorie der Wechselsinnesorgane sprechen, gibt es noch eine Reihe spezieller. Wechselsinnesorgane sind bei Metazoen nach meiner Meinung bis jetzt noch nicht sicher, sogar nicht einmal mit einiger Wahrscheinlichkeit nachgewiesen worden. NAGEL stützt sich auf seine Beobachtungen, nach denen Actinien an den Tentakeln und *Beroë* am Mundrande



chemische, thermische und mechanische Reize aufnehmen, er erbringt aber nicht den Beweis, daß hierbei immer derselbe Sinnesapparat in Tätigkeit tritt. Er hat die Histologie dieser Organe überhaupt nicht studiert, kann also kein Urteil über die Art der Reizaufnahme fällen. Wie aus der Abbildung I **360** d hervorgeht, besitzt schon *Hydra* Sinneszellen mit Stiftchen und freie Nervenendigungen, die bald mehr an der Oberfläche der Epithelzellen, bald mehr in der Tiefe endigen, also vermutlich für ganz verschiedene Reize eingerichtet sind, denn sonst wären die morphologischen Unterschiede nicht zu verstehen. Nagel verweist ferner auf die Blutegel und Regenwürmer, denen angeblich Wechselsinnesorgane zukommen sollen. Aber grade von diesen kennen wir so viele verschiedene Hautsinnesorgane, daß man ihnen auch verschiedene Funktionen zuschreiben muß (vgl. S. 261). Bei den Arthropoden erscheint Nagel das Vorkommen von Wechselsinnesorganen zweifelhaft zu sein angesichts der vielen verschiedenen Sinnesapparate. er hält aber an seiner Theorie fest, weil er durch sie den Funktionswechsel am leichtesten glaubt erklären zu können. Wenn z. B. eine dünnharige Borste ursprünglich zum Riechen und Tasten diente, so soll sie später nach der Einsenkung in das Chitin (**263**) nur noch für die erstere Aufgabe in Betracht kommen. Es liegt auf der Hand, daß eine solche Einwanderung in die Tiefe für eine Sinnesborste mit dünnem Chitin sehr nützlich war, aber daß sie einer gleichzeitig vorhandenen Tastfunktion nur schädlich sein konnte, daher wohl bei einem solchen Wechselsinnesorgan nicht eintrat. Die Möglichkeit eines Funktionswechsels wird jeder Descendenztheoretiker von vornherein zugeben, dazu bedarf es nicht der Annahme von Wechselsinnesorganen. Z. B. sind die Haare in den Statocysten der Krebse (**123**) wohl sicher ursprünglich einfache Tasthaare gewesen, und die Schalenaugen der tropischen Chitonen (**10**) haben sich aus Makrästheten entwickelt, die licht- und tastempfindlich sind. Sie besitzen aber wahrscheinlich 2 verschiedene Sinneszellen, worauf schon die Tatsache hinweist, daß man in ihnen breite und schmale Sinneszellen unterscheiden kann. Es ist sehr gut möglich, daß die Makrästheten wie die Mikrästheten ursprünglich nur taktische Organe waren, daß ein Teil der Sinneszellen aber auf Grund einer dumpfen Lichtempfindlichkeit des Mantels, die jetzt noch besteht (s. S. 401) zu ausgesprochenen Sehzellen wurde. Ebenso sind die Hörzellen der Insekten aus Erschütterungsorganen (Chordotonalorganen) und diejenigen der Amnioten aus statischen bzw. taktischen Sinneszellen hervorgegangen, aber man braucht deshalb nicht anzunehmen, daß alle Zellen im Labyrinth eines Präsauriers gleichzeitig eine statische, eine tonische und eine akustische Funktion ausübten. Es vollzog sich vielmehr ein wirklicher Funktionswechsel, d. h. ein Teil der statischen Zellen wurde später zu tonischen, ein anderer zu Hörzellen. Wenn neue Reize eine Sinneszelle treffen, so wird die Art der Erregung und der ausgelösten Empfindung sich ändern. Dabei mag vorübergehend ein Zustand auftreten, in dem die alte und die neue Funktion an derselben Zelle vorkommen wie bei einem hypothetischen Wechselsinnesorgan, aber dieser Zustand wird rasch durchlaufen werden in Anpassung an den stärkeren oder häufigeren Reiz. Es ist aber auch denkbar, daß er nie vorhanden ist, indem durch den neuen Reiz Stützzellen zu spezifischen Sinneszellen umgewandelt werden, während gleichzeitig die alten Sinneszellen verkümmern infolge des Fortfalls ihrer Reize.



Wer trotz dieser Ausführungen noch an den Wechselsinnesorganen festhalten möchte, den bitte ich folgendes zu erwägen. Die Sinneszellen sind spezialisierte Zellen, d. h. ihr ganzer Bau weist auf eine bestimmte Leistung hin. Das übliche Schema einer Stiftchenzelle gibt keine Vorstellung von der großen Mannigfaltigkeit der Sinneszellen, welche z. B. aus den Figuren dieses Buches (s. Register unter Sinneszellen) hervorgeht. Ebensowenig wie man von einer Muskelzelle, einer Drüsenzelle, oder sonst einer Spezialzelle verschiedenartige Leistungen erwarten kann, ebensowenig ist dies möglich bei den Sinneszellen. Ferner lehrt die Beobachtung, daß schon niedere Tiere, wie z. B. Würmer, verschiedene Endorgane und verschiedene Arten von freien Nervenendigungen besitzen, was dafür spricht, daß jeder Apparat seine eigne Funktion hat. Selbst wenn solche Organe einander morphologisch sehr ähnlich sind, wie z. B. die „lateralen“ und die „zerstreuten“ Seitenorgane der Fische (S. 63), so weist ihre verschiedene Lage, Verteilung und Innervierung auf verschiedene Leistungen hin. Dasselbe gilt für die verschiedenen Tastapparate der Arthropoden und der Säuger. Alles dies spricht für eine monotrope, nicht für eine polytrope Funktion. Vom Standpunkt der Entwicklungslehre aus muß man dies auch erwarten, denn ein Apparat, der gleichzeitig mehreren Zwecken dienen soll, muß komplizierter gebaut sein als ein solcher für eine Aufgabe. Der Weg der phyletischen Differenzierung der Sinnesorgane verfolgt immer das Ziel, nur den adäquaten Reiz der betreffenden Sinneszelle zuzuführen. Ursprünglich entstehen sie alle aus dem Ectoderm (nur im Pharynx der Haie sollen Geschmacksknospen aus dem Entoderm hervorgehen), liegen also an der Oberfläche und sind allen Reizen zugängig. Aber nur die Tastorgane beharren in dieser Lage oder rücken ein wenig in die Tiefe, alle übrigen haben das Bestreben, in eine Grube oder ganz unter die Haut zu wandern, wobei die Einrichtungen so getroffen werden, daß ausschließlich ein Lichtreiz oder ein Schall- oder nur ein Riech- oder nur ein Schmeckreiz die Sinneszelle erreicht. Dieser Vorgang ist schwer zu verstehen, wenn die Sinneszelle ursprünglich an mehrere Reize angepaßt war, sondern man sollte in diesem Falle erwarten, daß sie durch Arbeitsteilung sich auf die verschiedenen Reize immer mehr eingestellt hätte, sowie die Retina der Wirbeltiere zu den Stäbchen noch Zapfen gebildet hat. Endlich sind die Wechselsinnesorgane abzulehnen, weil sie sehr leicht zu Täuschungen geführt, also ihren eigentlichen Zweck, das Tier über seine Umgebung aufzuklären, verfehlt hätten. Wenn eine Sinnesborste eines Insekts gleichzeitig zum Schmecken und zum Riechen oder zum Tasten und zur Temperaturwahrnehmung diente, so können die ausgelösten Empfindungen nicht klar und eindeutig gewesen sein. Solche Einrichtungen werden sich also von vornherein nicht gebildet haben. NAGEL rechnet zwar mit vereinfachten Empfindungen der Wechselsinnesorgane und behauptet sogar, ein solches für Tast-, Temperatur- und Geschmackssinn brauche nicht dreierlei Empfindungen zu vermitteln. Bei HAECKEL finde ich den Satz, daß die Sinnesstäbchen am Fliegenrüssel vielleicht eine „gemischte Sinnesempfindung“ von Tast-, Riech- und Schmeckgefühl erzeugen. Ich vermag mir keinen Uebergang zwischen diesen Modalitäten vorzustellen und bezweifle daher, daß ein Tier dazu imstande ist. Jedenfalls würde eine solche vereinfachte Empfindung zu vielen Täuschungen Anlaß geben. Ein „indifferentes Gefühl“ (HAECKEL) mag der äußeren Haut der primitiven Gasträaden eigentümlich ge-



wesen sein und findet sich vielleicht jetzt noch im Ectoderm der Embryonen. Von fertigen Tieren der Jetztzeit kennen wir nur spezifische Sinnesorgane.

2. Abhängigkeit der Sinnesorgane von der Umgebung und der Lebensweise. Aus einer lamarckistischen Beurteilung der Sinnesorgane ergibt sich mit Notwendigkeit ihre Abhängigkeit von der Umwelt. Nimmt ein Tier eine andere Lebensweise an, wandert es aus dem Flachwasser des Meeres in die Gezeitenzone oder in das Süßwasser oder in die Tiefsee oder ans Land, so wird es neuen Reizen ausgesetzt und seine Sinnesorgane müssen sich ändern; ebenso wenn eine Strömung es verschleppt in eine neue Umgebung, oder wenn im Laufe der geologischen Zeiten sich das lebende und das tote Milieu ändert. Ich erinnere hier nur kurz an einige der früher ausführlich geschilderten Beispiele. Statische Organe treten bei den wirbellosen Tieren einmal auf beim Uebergange zu freischwimmender oder terrikoler Lebensweise, weil das Tier dann gleichmäßig von demselben Medium, Wasser oder Erde, umgeben ist und sich über die Richtung nach oben und nach unten orientieren muß, da eine Beurteilung der Lage durch die Berührung einer Unterlage fortfällt (Medusen, *Synapta*, *Acoela*, Rädertiere. *Arenicola*, Krebse). Ferner zeigen sie sich, wenn der Körper durch seine Schwere oder durch seine Gestalt leicht zum Ueberkippen neigt und daher lernen muß zu balanzieren (Sphäridien der Seeigel, Statocysten der Schnecken, vgl. S. 99). Gehen die Mollusken durch Festheftung zu einer mehr oder weniger sessilen Lebensweise über, so verlieren sie die Statocyste, weil der trophische Reiz fortfällt (*Vermetus*, *Janthina*, *Pinna*, *Tridacna*, *Teredo*). Auch die statischen Organe der Wirbeltiere erklären sich nach dieser Auffassung aus der pelagischen Lebensweise der Präcranioten (vgl. I, S. 488), die sie wieder von den Prächordaten übernommen haben. Wären die Vorfahren der Wirbeltiere sessile Geschöpfe gewesen, so hätte der Zwang zu einer solchen Bildung gefehlt, wie ja auch nur die freibeweglichen Tunicaten (Ascidienlarven, *Doliolum*, Appendicularien) sie besitzen. Man kann also mit guten Gründen den paradox klingenden Satz verteidigen, daß die Amnioten hören können, weil ihre Vorfahren vor undenklich langen Zeiten frei an der Oberfläche des Meeres schwammen. Die Augen der Tiere hängen nicht nur vom Lichte ab, was selbstverständlich ist, sondern im hohen Maße von der Beweglichkeit. Sie bilden sich zurück. wenn ihre Träger sich festheften (Rädertiere S. 440; Fazettenaugen der Cirripedien). Tiere mit Flugvermögen haben immer gut entwickelte Sehorgane. Ebenso läßt sich an den Ocellen der Insekten ihre Abhängigkeit von den Flügeln feststellen (s. S. 563), weil sie als Nahaugen und als lichtstarke Sehorgane das Tier orientieren über den Ort. auf dem es sich nach Beendigung des Fluges niederlassen kann. Besonders schön läßt sich der Einfluß der Umgebung bzw. der Lebensweise erkennen beim Uebergange vom Wasser zum Lande. Dieser hat sich sehr häufig vollzogen bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren. Wer am Strande des Meeres dahinwandert, der findet überall unter Steinen. in Spalten der Felsen oder in der Brandungszone amphibiotische Würmer. Mollusken, Krebse, Fische und andere Tiere. Da die Luft durchschnittlich 30mal mehr O enthält als das Wasser, so erfaßt diese Geschöpfe ein mächtiger Trieb, dem feuchten Element für mehr oder weniger lange Zeit zu entsteigen. Sie deuten uns an, wie im Laufe langer Zeiträume echte Landtiere entstanden sind. Bei den Land-



turbellarien (**390**, **391**) treten dann sehr zahlreiche Augen am Kopf und am Seitenrande des Körpers auf, und bei ihnen und bei den Landnemertinen kommt es zur Ausbildung merkwürdiger „geschlossener Becheraugen" (**396**, **399**). Ebenso finden wir in der Brandungszone bei Chitonen (**441**) und Oncidien (**436**) die Rückenfläche übersät mit Augen. Man hat direkt den Eindruck, daß der vermehrte Lichtreiz sie aus der allgemeinen Lichtempfindlichkeit der Haut herausgebildet hat. Bei den Landschnecken geht das Osphradium, dieses typische Mantelhöhlen-Riechorgan der Wassermollusken, verloren, weil es im Dienste der Kieme steht. Sehr deutlich zeigt sich der Einfluß der terrestrischen Lebensweise auf die Nase und das Auge der Wirbeltiere. Ich erinnere nur an die Choanen, die Nasenmuscheln, das JACOBSONsche Organ, die Lider und Augendrüsen, die Verlagerung der verkleinerten Linse hinter die Iris, die Nahakkommodation durch den Ciliarmuskel, und verweise im übrigen auf das früher Gesagte (S. 353, 354, 659, 669). Endlich ist die wundervolle Gabe des Hörens eine Erwerbung des Landlebens, sowohl bei Insekten wie bei Wirbeltieren, und in beiden großen Gruppen sind die akustischen Apparate aus Erschütterungsorganen hervorgegangen. Nur das Landtier vermag Schallwellen zu erzeugen und solche wahrzunehmen, denn wie ich S. 132 ausgeführt habe, besteht für ein Wassertier kein Bedürfnis nach einem Gehörvermögen, weil es keine Töne produzieren kann und diese von außen nur schwer in das Wasser eindringen. Während der Korrektur dieses Buches gibt v. FRISCH bekannt, daß er einen Zwergwels dressiert hat, sein Futter auf einen Pfiff zu holen, woraus man aber meines Erachtens nur schließen darf, daß seine Hautsinnesorgane mechanisch gereizt worden sind, nicht daß er gehört hat. Auch die ähnlichen Versuche von MC DONALD an *Pimephales* mit einer über dem Aquarium befindlichen Saite beweisen nicht ein Hörvermögen, da die Schwingungen mechanisch gewirkt haben können. Auf der Grundlage des Hörvermögens hat sich dann die Stimme und damit auch die menschliche Sprache, das Fundament aller Kultur, entwickelt.

3. Die phyletische Bedingtheit der Sinnesorgane. Zum Verständnis der Sinnesorgane eines Tieres genügt nicht allein die Kenntnis ihres Baues, der Lebensweise und der Umgebung, sondern hierzu ist auch nötig eine Beurteilnng seiner Stammesgeschichte, denn jeder Organismus ist ein „historisches Wesen". Ihm ist der Stempel der Vergangenheit seiner Vorfahren aufgedrückt. Gewiß, wir begreifen auch ohne Kenntnis der Phylogenie, warum ein Entoparasit, der festgeheftet an der Darmwand seines Wirts sein Leben verbringt, keine Augen, keine Fühler und keine statischen Organe besitzt. Die Monotonie seiner Umgebung läßt sie nicht aufkommen, und wenn Spuren von ihnen vorhanden sind, so werden es Rudimente sein aus einer früheren nichtparasitischen Zeit. Aber in den fast lichtlosen, eiskalten und nur unmerklich fließenden Gewässern der Tiefsee, also in einer höchst gleichförmigen Umgebung, finden wir eine Fülle der verschiedensten Lebewesen mit zum Teil sehr hoch und eigenartig entwickelten Sinnesorganen, langen Flossenstrahlen zum Tasten, Teleskopaugen u. dgl. (**479**, **480**, **520**, **527**, **528**, **654**), ein Beweis, daß sie ihre Organisationshöhe auf früherer phyletischer Stufe erworben haben müssen. Ebenso sind die physikalischen Lebensverhältnisse in den oberflächlichen Wasserschichten irgendeines Meeres verhältnismäßig monoton, und doch umschließen sie eine staunenswerte Mannigfaltig-

keit von Arten mit den verschiedensten Sinnesorganen. Hier ist es der Kampf der Organismen untereinander, der die letzteren allmählich im Laufe langer Zeiträume geschaffen hat, teils zum Schutz gegen Angreifer, teils als aggressive Hilfsmittel. Hat ein Tierstamm einmal eine bestimmte Entwicklungsbahn eingeschlagen, so werden dadurch korrelativ alle Organe beeinflußt, denn jedes Lebewesen ist eine physiologische Einheit. Die Wirbellosen haben primäre Sinneszellen[1]) in ihrer Epidermis, die Wirbeltiere mit Ausnahme, wie ich glaube, des *Amphioxus* sekundäre. Warum? Jener Zustand ist sicherlich der ursprüngliche. Die Vertebraten sind im allgemeinen größer als die Wirbellosen und haben daher eine festere, vielschichtige Epidermis erworben, in welcher die zarten, einzeln stehenden, primären Sinneszellen sich nicht halten konnten. Wir finden die primären Zellen bei den Wirbeltieren nur in der Nasenhöhle, wo ein zartes Epithel bestehen bleiben konnte, weil es mechanischen Verletzungen kaum ausgesetzt war, und im Auge, dessen erste Stufe durch die Umwandlung der Medullarrinne zum Ventrikel geschützt wurde (**710**, **711**). So erklärt uns allein die phyletische Betrachtungsweise diesen fundamentalen Gegensatz zwischen den beiden großen Abteilungen des Tierreichs, wie sie uns auch verständlich macht, warum das Parietalauge dem Lichte zugewandt, das Seitenauge der Wirbeltiere invers ist. Man kann die mit Augen versehenen Evertebraten einteilen in solche mit weicher Haut (Würmer, Mollusken) und solche mit Chitinpanzer (Arthropoden). Dieser Unterschied ist bestimmend gewesen für die phyletische Differenzierung der Sehorgane. Bei den weichhäutigen Tieren finden wir überall die Reihe: Pigmentfleck, Becherauge, Blasenauge (vgl. S. 600), während für die Gliederfüßler die Ocellen und die aus ihnen entstandenen Komplexaugen im hohen Maße charakteristisch sind. Sobald einmal die Natur das Chitin, man möchte fast sagen, erfunden hatte, war die Entwicklung der Oberhaut zum eigentlichen Becher und weiter zur Blase nicht mehr möglich. Es mußte ein neuer Weg eingeschlagen werden, wobei die Bildung einer Linse aus dem Chitin das einfachste Mittel zur Lichtverstärkung war. Unter dieser konnte sich das Epithel verdicken und mehrschichtig werden oder sich auch zu einer flachen Grube und in seltenen Fällen spaltartig einstülpen (**529**, **572**). Es scheint, daß eine solche Chitinverdickung aus irgendeinem, durch die Beschaffenheit des Materials bedingten Grunde nur auf einem kleinen Areal von den Zellen geleistet werden konnte, daher das Auftreten getrennter Ocelli, die erst auf einer höheren Stufe sich zu der physiologischen Einheit des Fazettenauges zusammenschlossen. Daß die Wirbeltiere mit einem nach außen verlegten Teile des Gehirns sehen, lehrt uns die Ontogenie, warum dies aber geschieht, darüber klärt uns nur die phylogenetische Spekulation auf. Es erfolgt, wie wir früher ausführlich geschildert haben (s. S. 738), weil die Vorfahren der Wirbeltiere, die Prächordaten, pelagisch lebten. Solche Planktonten haben häufig am oberen bzw. vorderen Körperpole eine sensible Scheitelplatte. Bei jenen Stammformen wurde sie zu einem langgestreckten, vorn mit zwei Augenflecken versehenen Sinnesfelde, daß dann zu einer Medullarrinne sich einsenkte und sich noch später zu einem Rohre schloß. So

1) Die I. S. 378 nach FORTUYN gemachte Angabe, daß bei Arthropoden sekundäre Sinneszellen vorkommen, halte ich jetzt für irrig. Vgl. das in diesem Bande S. 29 Gesagte.

bedingte der Schutz der Sinneszellen eine Verlagerung der Augenflecke ins Gehirn und vom Lichte fort. Der letztere Nachteil wurde dann wieder durch ein Auswachsen des Auges dem Lichte entgegen ausgeglichen. Bei dieser Auffassung ist es also, streng genommen, nicht richtig, wenn man sagt, die Wirbeltiere sehen mit einem nach außen verlagerten Teile des Gehirns. Man sollte sagen, sie sehen wie die Wirbellosen mit einem Teile der Oberhaut, der vorübergehend in die Ventrikelwand zu liegen kommt, aber hier natürlich nie zu einem wirklichen Gehirnteile wird, und später wieder nach außen wandert. Diese Andeutungen müssen hier genügen, um die phyletische Bedingtheit der Sinnesorgane dem Leser ins Gedächtnis zurückzurufen. Unter dem Stichwort „Phylogenie“ sind im Register viele Seiten erwähnt mit ähnlichen Gedankengängen in ausführlicherer Form. Ich verweise namentlich auf die phyletische Entstehung des schalleitenden Apparats der Wirbeltiere (S. 183), aus der man den etwas paradox klingenden Satz ableiten kann, daß nur derjenige die Entstehung der menschlichen Gehörknöchelchen zu begreifen vermag, der einige Kenntnis von den Freß- und Atemwerkzeugen eines Haies besitzt.

4. Orthevolution, bestimmt gerichtete Entwicklung. Eimer hat mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß die phyletische Entwicklung der Tierstämme nur nach einigen Hauptrichtungen hin erfolgt. Die vergleichende Anatomie zeigt, daß dieses Prinzip auch für die Organe eines Tierstammes gilt. Ich habe früher (Selektionsprinzip S. 507 ff.) hervorgehoben, daß eine geradlinige Entwicklung bedingt sein kann durch die Lamarckschen Faktoren (Orthogenese im Sinne von Eimer) oder auch durch Selektion (Orthoselektion). Bei jener summieren sich die Reize der Umwelt oder der Lebensweise nach einigen Richtungen und können unter Umständen sogar zu exzessiven Bildungen führen, bei dieser sorgt die natürliche Zuchtwahl für die Innehaltung weniger phyletischer Bahnen, weil eine Verbesserung eines Zustandes in der Regel nur nach wenigen Richtungen möglich ist (vgl. I, S. 10). Ich will im folgenden auf diese Unterschiede hier nicht näher eingehen, sondern nur dartun, daß die Sinnesorgane zahlreiche Beispiele für Orthevolution liefern. Man kann sie einteilen in allgemeine und in spezielle, je nachdem sie für Sinnesorgane der verschiedensten Art oder nur für eine Klasse derselben innerhalb eines Tierstammes gelten.

a) Allgemeine Orthevolution. Fast alle Sinnesorgane offenbaren in ihrer Stammesgeschichte die Tendenz, von der Oberfläche des Körpers in die Tiefe zu rücken, weil sie dann vor Verletzungen besser geschützt sind. Die sensiblen Epithelien ziehen sich zunächst in Vertiefungen oder Höhlen der Haut zurück, und wenn die Funktion es gestattet, wandern sie in die Tiefe der Haut oder unter sie. Die Tastorgane zeigen diese Neigung am wenigsten, aber trotzdem läßt sie sich auch bei ihnen vielfach deutlich verfolgen, so z. B. an den Lamellenkörperchen der Amnioten (s. S. 62, 63) und an den Sinneshügeln der Fische, die sich, wie die Uebersicht S. 65 erkennen läßt, bei den Seitenorganen in die Tiefe von Kanälen verlagern, weil der ausgeschiedene Schleim die Druckenergie überträgt. Bei den Savischen Bläschen kommt es sogar zu Gebilden, die vollständig geschlossen unter der Haut liegen. Fig. 95 zeigt sehr schön, wie die Klöppelorgane der Trachymedusen sich von der Außenwelt abkapseln. Die statischen Organe machen ganz allgemein die Umwandlung von der offenen Grube

zur geschlossenen Blase durch (**101**, **102** für Würmer, **105 ff.** für Mollusken, **121** für Krebse). Das Labyrinth der Selachier bleibt dauernd offen (**192**, **193**), während es bei allen übrigen Wirbeltieren sich schließt. Die Figuren **133**, **138** C zeigen das Einsinken der Chordotonalzellen unter die Epidermis und **263**, **264** den gleichen Vorgang bei den Riechborsten der Insekten. Die Retina liegt nur bei ganz primitiven Sehorganen an der Oberfläche der Haut, auf den höheren Stufen (Becherauge, Blasenauge u. a.) wandert sie mehr oder weniger in die Tiefe. was die Ausbildung einer durchsichtigen Hornhaut nötig macht. Eine zweite weitverbreitete Erscheinung ist, daß die ursprünglich einzeln und zerstreut auftretenden Sinneszellen sich auf höherer Stufe in größerer Anzahl zusammenordnen zu Sinnesknospen, Maculae, oder ausgedehnten Sinnesepithelien. Weiter haben alle Sinnesborsten der Arthropoden die Neigung, an ihrer Basis eine Gelenkpfanne (**20**, **23**) zu bilden. Die subepithelialen Tastapparate der Wirbeltiere, und zwar sowohl die freien Nervenendigungen wie die mit Tastzellen umhüllen sich unabhängig voneinander mit einer bindegewebigen Kapsel (vgl. die Uebersicht S. 62 und die Figuren **34**, **35**, **36**, **44**, **47**).

Endlich wäre hier darauf hinzuweisen, daß Organe gleicher Funktion die Neigung haben, zusammenzurücken und unter Umständen zu verschmelzen, während zwei durch Arbeitsteilung aus einem Organ hervorgegangene Apparate umgekehrt voneinander abrücken (Prinzip der Concentration und Separation). So erklärt sich einerseits die scheinbare Monorhinie der Cyclostomen, die enge Aneinanderkettung von drei verschiedenen Knochen (Articulare, Quadratum, Hyomandibulare) zu den Gehörknöchelchen der Säuger, die Verwachsung der Ocellen der Arthropoden an vier verschiedenen Stellen des Stammbaumes zu einem Komplexauge und die Vereinigung der beiden Fazettenaugen bei den Daphnien und bei der Amphipode *Synopia*. Die umgekehrte Erscheinung zeigt sich in der nicht selten kanalförmigen Verengerung der Verbindung von Utriculus und Sacculus, in der Abschnürung des Recessus utriculi (**193**, **194**), bei Selachiern und Dipnoërn und in derjenigen der Cochlea vom Sacculus bei Krokodilen, Vögeln und Säugern (**157** D, E, F), ferner in der Spaltung des Komplexauges in ein Stirn- und Seitenauge bei räuberischen Gliederfüßlern. Durch diese Vorgänge werden Organe gleicher Funktion demselben Nervenimpuls zugängig gemacht, während verschiedene Apparate auseinanderrücken, um leichter verschiedenen nervösen Einflüssen untergeordnet zu werden. Das harmonische Zusammenarbeiten der Teile wird also hierdurch gefördert. Dieselbe Regel haben wir I, S. 353 für die Gliedmaßen, S. 428 für die Ganglien der Gliederfüßler und S. 504 für die Flossen der Fische kennen gelernt.

b) Spezielle Orthevolution. Wir brauchen hier nur an die verschiedenen Beispiele von Homoiologien zu erinnern, denn dieser Terminus umfaßt alle jene Fälle, in denen nahe verwandte Gruppen auf Grund ihrer gleichen Erbfaktoren die gleiche Bahn der phyletischen Differenzierung eingeschlagen haben. Wir sahen S. 162, daß die acht verschiedenen Gehörorgane der Insekten immer dadurch zustande kommen, daß eine dünnhäutige Chitinpartie als Trommelfell und eine Tracheenblase als Verstärker der Schallreize verwertet werden. Bei den statischen Organen der Würmer wie der Mollusken kehrt die Reihe immer wieder: Fremdkörper, Statoconien, Statolithen (s. S. 131), und sie gilt wahrscheinlich auch für Wirbeltiere, da Fremdkörper noch in dem Labyrinth



eines Rochen (*Rhina*) vorkommen, während die Maculae der übrigen Wirbeltiere einen feinkörnigen Kalkbrei auf den Sinneszellen tragen, der bei Knochenfischen und Knochenganoiden zu einem festen Statolithen verwächst. Der Leser vergleiche die lange Liste von Homoiologien, welche S. 250 für den stato-akustischen Apparat und S. 357 für die Riechorgane der Wirbeltiere aufgestellt wurde. Die Uebersicht auf S. 600 zeigt dasselbe für die Augen der Wirbellosen: die immer wiederkehrende Reihe vom Flach- zum Becher- und zum Blasenauge, die Verschmelzung der Ocelli zum Komplexauge, die Vereinigung der Rhabdomere zum Rhabdom bei Punkt- und zusammengesetzten Augen. Sehorgane mit abgewandten Sinneszellen bedienen sich mit Vorliebe eines Tapetums zur Reizverstärkung, so *Cardium, Pecten,* viele Arthropoden und Wirbeltiere.

Die Sinnesorgane sind so außerordentlich wichtig und werden daher so scharf von der Selektion kontrolliert, daß exzessive Organe bei ihnen außerordentlich selten sind, ja vielleicht vollkommen fehlen, denn es ist nicht ausgeschlossen, daß die früher erwähnten Beispiele (Nase des Nasenaffen, lange Augenstiele der Diopsiden) eine Bedeutung als sekundäre Geschlechtsmerkmale haben.

5. Die Vervollkommnung der Sinnesorgane. Vom einfachen Pigmentfleck bis zu dem wunderbar komplizierten, und doch nach so einfachen physikalischen Gesetzen arbeitenden Auge der höheren Tiere und des Menschen, welches uns die Formen- und die Farbenpracht der Welt erschließt, ist ein weiter Weg, der im Laufe vieler Jahrmillionen durchlaufen wurde, und dasselbe gilt von dem Prachtbau unseres Gehörorgans, daß uns nicht nur die Gedanken unserer Mitmenschen und die Welt der Töne übermittelt, sondern uns über jede Körperstellung orientiert und die Spannung unserer Muskeln, wenngleich uns unbewußt, unaufhörlich beeinflußt. Da die Sinnesorgane die einzigen Pforten sind, durch die die Reize der Außenwelt ihren Einzug in unser Geistesleben halten, so ist bei ihnen mehr wie bei anderen zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen die Frage berechtigt, welche Kräfte bei der Vervollkommnung tätig waren. Lassen sie sich naturgesetzlich erklären oder müssen wir zu einem metaphysisch-vitalistischen Prinzip greifen? Ich habe schon an mehreren Stellen dieses Buches ausgeführt, daß bei dieser progressiven Entwicklung die Selektion sicherlich eine große Rolle gespielt hat (s. S. 162, 252, 359, 619), daß aber viele Einrichtungen sich nicht auf zufällige Mutationen zurückführen lassen, sondern auf die steigernde Wirkung von Gebrauch und Uebung hinweisen (S. 91, 252, 358, 618). Wir werden die **Wirkung der natürlichen Zuchtwahl** immer dann annehmen, wenn es sich um eine Veränderung handelt, die nicht auf einen direkten physikalisch-chemischen Reiz oder auf Gebrauch bzw. Nichtgebrauch zurückgeführt werden kann, so daß keine andere Erklärung übrig bleibt als die Annahme zufälliger Aenderungen des Keimplasmas. Solche Fälle sind häufig gegeben. und sie sind fast immer dadurch ausgezeichnet, daß sie verhältnismäßig einfacher Art sind und nur eine geringfügige Aenderung des Merkmals bedeuten. Ich rechne hierhin z. B. die Einstülpung einer sensiblen Hautstelle zu einer Statocrypte. Erst als die Einstülpung da war, konnten sich Fremdkörper darin aufspeichern und statische Reize ausüben. Bei einem schon als Sehorgan dienenden Pigmentfleck konnte die Einstülpung zu einem Augenbecher eventuell erfolgt sein durch den Lichtreiz, welcher eine Vermehrung der Epithel-

zellen und dadurch eine Einsenkung bewirkte. In diesem Falle würde ich es für zweifelhaft halten, ob der lamarckistischen oder der selektionistischen Annahme der Vorzug zu geben ist. Ein gutes Beispiel für Orthoselektion ist, daß in vielen Fällen die Statocrypten zuerst Fremdkörper (Sand u. dgl.) enthalten, solange sie noch offen sind, dann sich schließen und zahlreiche Statoconien abscheiden und auf der höchsten Stufe diese durch einen großen Statolithen ersetzen. Diese Reihe läßt sich für viele Ringelwürmer (**102, 103**) und Mollusken (**105, 108, 109**) aufstellen. Ich halte es für ausgeschlossen, daß die Schwerkraft oder die Reizung der Sinneszellen hierbei eine Rolle spielten. Das Heranrücken der Statocyste vom Gehirn an die Fußganglien im Laufe der Stammesgeschichte der Mollusken kann nur auf Selektion beruht haben, indem diejenigen Individuen feiner auf Veränderungen der Körperlage reagierten, deren Statocysten sich in dem stark beweglichen Fuße befanden. Ueberhaupt sind die meisten phyletischen Organverschiebungen gute Beispiele für das Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl, z. B. die Konzentration der Abdominalganglien der Arthropoden nach vorn (s. I, S. 427), die Wanderung der Bauchflosse bei den Knochenfischen nach vorn und bei den Selachiern nach hinten (s. I, S. 503, 504, wo auch die Gründe hierfür angegeben sind). Ein ähnliches Beispiel bieten die Nasenlöcher der Selachier (**278—282**), die allmählich an den Mund heranrücken, was den Vorteil gewährt, daß das Atemwasser durch die Nase gesogen wird, also gleichzeitig zum Wittern der Nahrung dient. Der Wasserdruck konnte das fest im Körpergewebe liegende Riechorgan nicht individuell nach hinten schieben. Diese Wanderung muß also auf der Ueberlegenheit solcher Individuen beruhen, deren Nase zufällig etwas weiter nach hinten lag, weil sie besser ihre Nahrung finden konnten. Wir haben verschiedene Beispiele von Funktionswechsel und von Funktionserweiterung der Sinnesorgane kennen gelernt: aus den Chordotonalorganen der Insekten sind an gewissen Körperstellen Gehörorgane geworden, wie bei den Wirbeltieren solche aus dem Labyrinth hervorgegangen sind. Dabei ist eine seismische Empfindung, die Wahrnehmung von Erschütterungen, übergegangen in eine akustische. Ein solcher vollständiger Wechsel der Modalität kann schwerlich eine Folge des Gebrauchs sein, ebensowenig wie ein vollständig tauber Mensch in einer geräuschvollen Umgebung das Hören lernt, oder wie ein Stäbchen eines Wirbeltierauges, das nur Hell und Dunkel, Formen und Bewegungen sieht, durch andauernde Uebung farbenempfindlich werden kann. Diese auf S. 162 noch zugegebene Möglichkeit sei hiermit abgelehnt. In allen solchen Fällen müssen wir eine mutative Aenderung des Keimplasmas annehmen. Die Wirkung der Selektion zeigt sich aber, wie allbekannt, nicht nur bei der progressiven Differenzierung der Organe, sondern auch darin, daß sie sie morphologisch und physiologisch auf der einmal erreichten Höhe erhält. Das geht aus der Disharmonie der Elemente solcher Organe hervor, die überflüssig geworden und daher in Rückbildung begriffen sind. Ich verweise auf die S. 186, 231, 309, 525, 634, 656, 661 erwähnten Beispiele, welche beweisen, daß ein planloses Variieren in solchen Organen einsetzt, von denen die natürliche Zuchtwahl ihre schützende Hand gezogen hat.

Trotz voller Anerkennung der großen Bedeutung der Selektion ist es unrichtig, in ihr das einzige Evolutionsprinzip zu sehen. Auch sie hat ihre Schranken. Das hat selbst DARWIN gefühlt, der 1860 an



Asa Gray den charakteristischen Satz schrieb: „Das Auge bewirkt bei mir bis auf den heutigen Tag einen kalten Schauder; wenn ich aber an die schönen bekannten Abstufungen denke, so sagt mir meine Vernunft, daß ich den kalten Schauder überwinden muß.“ Darwins Schriften beweisen aber, daß er ihn nicht überwunden hat. Er hat bis zu seinem Lebensende festgehalten an dem Lamarckschen Prinzip und dasselbe durch die Pangenesistheorie verständlich zu machen versucht. Der Haupteinwand gegen die „Allmacht der Naturzüchtung“ besteht darin, daß viele Verbesserungen nur möglich sind, wenn gleichzeitig mehrere erbliche Aenderungen ganz bestimmter Art eintreten. Daß die Erbfaktoren diese Bedingung durch zufälliges Mutieren erfüllen, erscheint nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse ausgeschlossen. Ein Gen hat als hochkomplizierter Eiweißkörper gewiß die Möglichkeit, nach verschiedenen Richtungen abzuändern, daher die überall beobachtete Erscheinung der unbestimmten Variabilität. Die Veränderungen werden für den Organismus zuweilen gleichgültig, meistens aber schädlich sein, denn es führen immer viele Wege zur Verschlechterung der Leistungen eines Organs, nur sehr wenige auf einer bestimmten Organisationsstufe zur Verbesserung. Daher die eben erwähnte Disharmonie der Teile rudimentärer Organe. Ein kompliziertes Sinnesorgan, etwa ein Komplexauge eines Insekts, das Labyrinth oder das Auge der Wirbeltiere besteht sicherlich aus einer ganzen Anzahl von Erbfaktoren, die voneinander unabhängig sind; haben doch amerikanische Forscher die Zahl der Gene der berühmten Wunderfliege *Drosophila* auf über 5000 geschätzt. Die Selektion wird genug damit zu tun haben, die Erbfaktoren eines Sinnesorgans in Ordnung zu halten, damit es auf der Höhe bleibt, d. h. sie merzt alle diejenigen Individuen aus, bei denen eine mutative Verschlechterung eingetreten ist. Eine Koaptation, eine gleichzeitige harmonische Veränderung mehrerer Gene, kann man vom Zufall nicht erwarten. Von den sechs Augenmuskeln des Wirbeltierauges mußten mindestens die sich gegenüberliegenden geraden und die zwei schiefen gleichzeitig auftreten; entstand nur der obere schiefe oder nur ein vorderer gerader oder nur dieser und der obere gerade, so bedeutete dies eine Verschlechterung. Ebenso mußten bei der Entstehung der Akkommodationseinrichtungen die Linse bezüglich ihrer Konsistenz, Größe, Form und Lage, die Iris, der Ciliarkörper mit den Zinnschen Fasern und der Ciliarmuskel sich gleichzeitig harmonisch verändern. Wie ich in meinem Buche über das Selektionsprinzip (4. Aufl., 1913, S. 209, 487) auseinandergesetzt habe, kann man solche Koaptationen, rein theoretisch betrachtet, selektionistisch erklären, wenn man eine außerordentlich hohe Eliminationsziffer annimmt. Es liegt aber viel näher, die Lamarcksche Auffassung zu Hilfe zu nehmen, nach der die Reize unter Umständen erbliche Anpassungen hervorrufen. Das primitive Fischauge ohne Augenmuskeln bemühte sich naturgemäß häufig, sich nach oben, unten, vorn und hinten einzustellen und kontrahierte dabei das umgebende Bindegewebe; durch häufige Wiederholung dieses Vorgangs entstanden gleichzeitig die vier Recti und in ähnlicher Weise durch Rotationsbewegungen die zwei Obliqui. Die Selektion wirkte dabei immer in dem Sinne mit, daß solche Individuen bevorzugt waren, deren Bindegewebe möglichst kontraktil und zur Umwandlung in Muskeln geeignet war.

An zahlreichen Beispielen habe ich in diesem Buche darauf hingewiesen (s. S. 91, 252, 358, 618, 754), daß die Sinnesorgane uns das

lamarckistische Prinzip geradezu aufzwingen. Schon die Tatsache, daß sie immer an den Stellen des stärksten Reizes liegen, läßt eine andere Ansicht gar nicht aufkommen. Der Zufall kann es gewiß einmal fügen, daß epidermale Sinneszellen und Nervenfasern sich in der Haut eines Säugers häufen, wie im EIMERschen Organ (**39**). Wenn wir aber die Maulwurfsschnauze übersät finden mit etwa 5000 solcher Organe, dann ist der Zusammenhang mit der unterirdischen Tast- und Wühlarbeit so offensichtlich, daß man sie für die Entstehung dieser Apparate verantwortlich machen muß. Man kann auch nicht annehmen, daß der Maulwurf erst zufällig die tastempfindliche Schnauze erhielt und später auf Grund derselben seine jetzige Lebensweise annahm, denn es bleibt dann unverständlich, warum sich so viele eigenartige Tastapparate hier gebildet haben. Die einzige vernünftige Deutung ist die lamarckistische, daß das Wühlen in der Erde die an sich schon in geringerem Maße vorhandene Tastempfindlichkeit der Schnauze zu dieser Höhe gesteigert hat. Sinneszellen und Pigment sind in der Haut der Evertebraten fast überall vorhanden. Rein theoretisch betrachtet, konnte also der Zufall sie an jeder Körperstelle so zusammenfügen, daß ein einfaches Sehorgan entstand. Dieses war auch nie ein Nachteil, denn selbst die Bauchseite oder der Eingang der Mantelhöhle oder sonst irgendeine meist im Dunkeln liegende Hautstelle wird bei Drehungen und Bewegungen des Körpers ab und zu vom Lichte getroffen. Vom ultraselektionistischen Standpunkte aus muß man also erwarten, daß Augen häufig unpraktisch liegen, d. h. an Stellen, wo sie nur gelegentlich vom Lichte getroffen werden. Das ist aber nicht der Fall; sie liegen immer an der günstigsten Stelle. Der Leser erinnere sich z. B. der merkwürdigen Kiemenaugen von *Branchiomma* (**406**) und von *Modiolaria* (**443**). Die meist in einer bestimmten Stellung schwimmenden Heteropoden und Cephalopoden haben in der Statocyste eine Macula von Sinneszellen (**109, 116**). Bei den übrigen Mollusken, welche die verschiedensten Stellungen annehmen, stehen die Sinneszellen überall zerstreut (**105**), weil die Reize des oder der Statolithen bald hier, bald dort auftreten. Manche Augen der Wirbellosen und sehr viele der Wirbeltiere besitzen eine Zone deutlichsten Sehens mit besonders langen oder ungewöhnlich dicht stehenden Sinneszellen, und sie liegt immer gerade dort, wo der Augenhintergrund am häufigsten gereizt wird. Würde der Zufall die Verteilung der Sinneszellen bestimmt haben, so müßte man das Vorkommen von Sinnesorganen erwarten, bei denen eine solche Häufung der Sinneszellen an einer ungeeigneten Stelle eingetreten wäre, denn ein Schaden konnte ja dadurch nicht angerichtet werden. Fig. **422**, S. 452, zeigt, wie die 10 Augen von *Hirudo* den Rand des Kopfes begleiten und daß die nach vorn sehenden größer sind als die nach hinten gerichteten, weil das meist nach vorn kriechende Tier sie mehr gebraucht als die hinteren. Cornea, Iris und Retina von *Anableps tetrophthalmus* (**631**, **632**) werden sicherlich beherrscht von einer ganzen Anzahl unabhängiger Erbfaktoren. Diese müssen harmonisch zusammengearbeitet haben, um die merkwürdige Teilung des Auges in ein Ueber- und Unterwasserorgan zustande zu bringen, welche für diesen Knochenfisch so bezeichnend ist. Wie sollten zufällige Veränderungen der Gene dies fertig gebracht haben? Selbst die Annahme langer Zeiträume beseitigt diese Schwierigkeit nicht, denn sie gewährt auch allen Erbfaktoren die Möglichkeit, direktionslos auseinanderzustreben. Da es nun bekannt

ist, daß dieser Fisch häufig mit der oberen Augenhälfte außerhalb des Wassers schwimmt, so ist doch der Schluß geradezu zwingend, daß diese Lebensweise alle jene Erbfaktoren einheitlich beeinflußt hat und die Ursache der eigentümlichen Zweiteilung des Auges ist. Simplex sigillum veri! Der einfachste Schluß ist in der Regel derjenige, welcher der Wahrheit am nächsten kommt. Eine kürzlich gemachte Beobachtung sei zum Schluß noch erwähnt. Unter den Anuren besitzt nur die Gattung *Xenopus* an den drei inneren Zehen der Hinterbeine Krallen. Bei *X. calcaratus* sah ich, wie sie benutzt wurden, um ein mit dem Maul festgehaltenes Stück Fleisch zu zerreißen, wobei die Hinterbeine weit nach vorn geschlagen wurden. Hierbei kamen die inneren Zehen mit dem Fleisch in Berührung. Auch in diesem Falle muß die Funktion die Form bestimmt haben, denn es ist höchst unwahrscheinlich, daß zufällig mediale Hinterkrallen aufgetreten sind und danach das Tier diese merkwürdige Verwendung der Hinterbeine angenommen hat.

6. Als Ausnutzungsprinzip (S. 163, 246, 251, 357, 618, 649) habe ich die Tatsache bezeichnet, daß bei der progressiven Weiterbildung eines Organs nicht nur seine schon vorhandenen Gewebe beteiligt sind, sondern daß irgendwelche benachbarte histologische Elemente in den Dienst desselben gestellt werden, indem entweder die Selektion irgendeine Variation derselben ausnutzt, oder indem von außen kommende Reize sie umgestalten, oder auch indem die benachbarten Teile sich gegenseitig beeinflussen. Wenn die Augenblase der Wirbeltiere sich zum doppelwandigen Augenbecher umgebildet hat, so bleibt ventral die fötale Augenspalte (**607** *aus*) zurück, die nun der Ausgangspunkt weiterer Differenzierungen wird. Indem hier Bindegewebe eindringt, entsteht der Glaskörper, welcher das Organ prall erhält und zu seiner Ernährung beiträgt. Der Augenbecher übt einen „formativen“ Reiz auf die Haut aus, welcher zur Abschnürung der Linse führt. Diese Fähigkeit kann wohl nur durch Mutation entstanden sein. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich in anderer Form bei sehr vielen Augen der Wirbellosen, indem die vor der Augenblase befindliche Körperhaut durchsichtig wird. Das durch die Augenspalte eindringende mesodermale Gewebe liefert die Grundlage für weitere Mittel zur Vervollkommnung der Leistungen (Processus falciformis der Knochenfische, Pecten der Vögel u. dgl.). Das umgebende Gewebe liefert als Chorioidea und Sclera ernährende und schützende Hüllen und erzeugt den Ciliarmuskel. Der letztere regt zu der prinzipiell wichtigen Frage an, ob bei der Vervollkommnung eines Organs auch die psychischen Kräfte mitwirken.

7. Zurückweisung des Psycholamarckismus. Ich habe mich in diesem Buche vielfach als Lamarckist bekannt, möchte hier aber betonen, daß ich nur den Funktionslamarckismus und die Vererbung erworbener Eigenschaften, nicht hingegen den Psycholamarckismus anerkenne. Der geniale Begründer der Abstammungslehre vertrat bekanntlich die Auffassung, daß ganz neue Organe, z. B. ein Auge, bei einem bis dahin augenlosen Tiere durch ein „inneres Gefühl“ und durch die Empfindung eines „Bedürfnisses“ hervorgerufen werden könnten, indem diese imstande seien, „die Fluida und Kräfte gegen jene Punkte des Körpers hinzuleiten, wo eine Tätigkeit das Bedürfnis befriedigen kann“. Dieser Psycholamarckismus ist seitdem nicht aus den theoretischen Erörterungen verschwunden, obschon er aller Er-

fahrung widerspricht, und es von vornherein klar ist, daß kein Lebewesen ein Bedürfnis für etwas empfinden kann, was es gar nicht besitzt oder kennt. v. NAEGELI (1884, S. 162) meint bezüglich der Entstehung der Anpassungen: „Man verfällt naturgemäß auf den Gedanken, daß das Bedürfnis oder der Mangel selbst als Reiz wirken können." Als die Wasserpflanzen ans Land gegangen waren, da empfanden sie den Mangel des Wassers und suchten sich gegen Eintrocknung zu schützen. Dieser Gedanke, daß eine Pflanze ohne Nervensystem einen Mangel empfindet. sich also bewußt wird, daß ihr etwas fehlt, ist ganz unhaltbar. Die Schutzmittel gegen Verdunstung können nur auf Auslese zufällig begünstigter Individuen beruhen. PAULY geht so weit, jeder Zelle Verstand zuzuschreiben, durch den sie sich ein Urteil bildet über die zu ergreifenden Anpassungen. Selbst die tote Vogelfeder hat nach ihm Empfindungsvermögen und ist zweckmäßig gebaut, weil sie Erfahrungen über den Luftwiderstand gesammelt hat. Diese absonderlichen Vorstellungen bedürfen keiner Widerlegung. SCHNEIDER (1911, S. 308) drückt sich ähnlich wie v. NAEGELI aus. Auch für ihn ist das Bedürfnis die Ursache der Anpassung. Es entsteht zuerst ein bestimmter Trieb und dieser variiert die vorhandenen Anlagen so, daß sie dem Triebe Rechnung tragen, denn es besteht eine „Korrelation zwischen Trieb und gestaltender Tätigkeit". Ich gehe hier nicht auf die verschiedenen Formen des Psycholamarckismus ein. Man muß zugeben, daß der Gedanke verführerisch nahe liegt, die seelischen Kräfte als Ursachen der Anpassungen anzusehen, denn diese und die Psyche bilden den Hauptunterschied zwischen toter und belebter Substanz (vgl. I, S. 26). Dies scheint darauf hinzuweisen, daß beide in einem inneren Zusammenhange stehen und daß die Macht der Triebe und der Willensäußerungen so weit geht, daß sie zweckmäßige Veränderungen der Organe hervorrufen können. Wenn das der Fall wäre, so müßte es sich an dem menschlichen Körper beobachten lassen. Aber leider ist dies nicht der Fall, obwohl es oft behauptet worden ist. Wer farbenblind ist, bekommt dadurch nicht ein normales Auge, daß er den Willen hat, die Farben zu unterscheiden, und wer schwerhörig ist, kann durch Uebung und gespanntes Aufhorchen seine cerebrale Empfindlichkeit für Hörreize verbessern, aber die Hörzellen oder die Fasern der Basalmembran verbessert er dadurch nicht. Jedes Geschöpf hat den Trieb, seine Sinnesorgane zu benutzen, und wir dürfen annehmen, daß Gebrauch und Uebung im Laufe langer Zeiten und vieler Generationen eine Vervollkommnung derselben in vielen Fällen bewirken. Aber diese beruht nur auf der trophischen Wirkung der Reize und auf der Selektion, indem solche Individuen erhalten bleiben, deren Sinneszellen durch den Reiz verbessert werden. Höhere psychische Leistungen, Willensäußerungen oder verstandesmäßige Ueberlegungen, wie sie bei der Empfindung eines Bedürfnisses oder eines Mangels vorliegen, spielen dabei keine Rolle.

8. **Problem der Erwerbung erworbener Eigenschaften.** Der Lamarckismus muß annehmen, daß Eigenschaften, die durch äußere Reize oder durch Gebrauch bzw. Nichtgebrauch am Körper hervorgerufen werden (Somationen, Modifikationen), unter Umständen zu erblichen Mutationen (Gen-Aenderungen) werden können, wenn sie durch viele Generationen immer wieder auftreten. Eine solche Vererbung erworbener Eigenschaften wird von sehr vielen Biologen geleugnet. Ich halte es daher für notwendig, zu den S. 596 und I, S. 9



angeführten Gründen noch einiges hinzuzufügen, damit der Leser versteht, warum ich an diesem Prinzip festhalte. Für eine ausführliche Darlegung sei auf mein Buch „Selektionsprinzip", 4. Aufl., 1913, S. 437—496 verwiesen. Der ablehnende Standpunkt vieler Forscher erklärt sich daraus, daß ein absolut zwingender Beweis für eine solche Vererbung noch nicht vorliegt; es handelt sich, wie man als Lamarckist zugeben muß, um Wahrscheinlichkeitsbeweise. Die Selektionisten heben hervor, daß Verstümmelungen sich nicht vererben und daß Gebrauchswirkungen auf die nächste Generation nicht in erkennbarem Grade übertragen werden; ferner, daß viele Reize der Umwelt, selbst wenn sie während sehr langer Zeiten andauern (*Proteus*-Auge, s. S. 668; Alpenpflanzen verlieren in der Ebene sofort ihren alpinen Typus) nicht zu erblichen Aenderungen führen. Man muß also zugeben, daß viele Merkmale, die so konstant auftreten, daß man sie zunächst auf erbliche Selbstdifferenzierung zurückführen würde, doch von jedem Individuum immer wieder neu erworben werden, teils infolge der Reize der Umgebung, teils als Wirkung der eignen Lebenstätigkeit (Spongiosastruktur und Form vieler Knochen in Anpassung an die mechanischen Verhältnisse, Körperform der Daphnien und Rädertiere in Abhängigkeit von der Temperatur, die Umgestaltungen der *Planorbis multiformis* u. a.). Auf der andern Seite kennen wir viele Merkmale, die bei einer Art noch somatogenen, bei einer verwandten schon blastogenen Ursprungs sind. Während z. B. der Calcaneus des Menschen in seiner Form und Struktur von den Gebrauchswirkungen abhängt, entsteht das Kniegelenk im wesentlichen schon beim Embryo vor jeder mechanischen Beanspruchung. Ebenso beruht die Form des Humeruskopfes und der Pfanne im Schultergelenk der Feuerunke auf erblicher Selbstdifferenzierung. Die Pleuronectidenlarven werden auf einer Seite farblos, während sie noch frei im Lichte an der Meeresoberfläche schwimmen, ein Zeichen, daß die Rückbildung des Pigments der späteren Unterseite in den Vererbungsmechanismus übergegangen ist. Die jungen Saatkrähen verlieren die Federn an der Schnabelwurzel, auch wenn sie im Käfig keine Gelegenheit haben, in der Erde zu graben. Während bei *Rana fusca* die Linse noch exogen durch den Reiz des Augenbechers auf die Haut hervorgerufen wird, entwickelt sie sich bei *R. esculenta* unabhängig von ihm durch blastogene Auslösung (s. S. 742). Bei *Proteus* ist die Vollausbildung des Auges durch den Lichtreiz zu erreichen, hingegen verläuft die Ontogenie der meisten Wirbeltieraugen ganz unabhängig von einem äußeren Reiz im Innern der Eischale oder im Uterus. Es existiert also ein allgemeines Gesetz, daß viele Eigenschaften zuerst durch Reize der Umwelt und der Lebensweise in jedem einzelnen Individuum hervorgerufen werden und später im Laufe der Generationen in den Vererbungmechanismus übergehen, d. h. aus Somationen werden im Laufe der Zeit Mutationen. Es findet demnach in der Stammesgeschichte jedes Lebewesens beständig ein Energiewechsel statt. Zuerst rufen die äußeren Energien (Licht, Temperatur, chemische Einflüsse der Nahrung u. dgl.) und die von ihnen abhängigen Lebensgewohnheiten somatische Veränderungen hervor, während sie später von den molekularen Kräften des Keimplasmas bewirkt werden. Das setzt voraus, daß die Somationen langsam das Keimplasma umgestalten, und zwar im adäquaten Sinne. Will man eine solche Beeinflussung des Keimplasmas leugnen, so kommt man notgedrungen zu dem BALDWINschen Prinzip der „organischen Selektion".

nach der die Somationen so lange im Dienst der Art wirksam sind, bis sie durch zufällig aufgetretene identische Mutationen abgelöst werden. Wie ich aber im „Selektionsprinzip“ S. 142 auseinandergesetzt habe, kommt diesem Prinzip nur eine ganz untergeordnete Bedeutung zu. Seine allgemeine Anwendung scheitert wieder daran, daß die meisten Organe, z. B. eine sich umgestaltende Extremität oder ein Sinnesorgan, von einer größeren Anzahl von Erbfaktoren beherrscht werden, und daß man nicht annehmen kann, daß der Zufall sie gleichzeitig harmonisch abändert. Ferner besteht der große Vorteil der LAMARCKschen Faktoren darin, daß sie sich im Laufe der Zeit summieren, während man zufälligen Blastovariationen nicht die Einhaltung einer bestimmten Richtung zuschreiben kann. Im Lichte jenes Energiewechsels gewinnt auch die biogenetische Regel an Verständlichkeit. Die Einrichtungen, welche von den Individuen einer Art in Anpassung an die Lebensverhältnisse während der Stammesgeschichte erworben werden, gehen allmählich auf den ontogenetischen Mechanismus über, und so wird die Ontogenie zu einer Wiederholuug der Phylogenie. Die Erbfaktoren sind Energiezentren, gleichsam kleine Akkumulatoren, welche auf Grund ihrer chemischen Struktur Kräfte entwickeln. Das zurzeit Rätselhafte ist, daß sie in bestimmter Reihenfolge nacheinander in Tätigkeit treten, gleichsam auseinander hervorwachsen; a präpariert den Boden für b, b für c, usf. Die Gene wirken fermentartig, aber sie sind lebendig und können sich vermehren. Die gleiche Veränderung der in den Körperzellen aktiven Gene und der homologen Gene, welche in den Keimzellen latent schlummern, wird verständlich, wenn der umgestaltende Reiz beide in gleicher Weise beeinflußt, sei es indem er sie beide direkt trifft (Parallelinduktion von Licht-, Temperatur- und Erschütterungsreizen u. dgl.) oder indem er zunächst den Chemismus des ganzen Körpers umstellt (induktive Parallelinduktion von HÄCKER, körperliche Gleichbeeinflussung oder somatogene Parallelinduktion von STIEVE). Die bekannten Temperaturexperimente von FISCHER, STANDFUSS, TOWER u. a. an Schmetterlingen und Käfern haben gezeigt, daß eine Parallelinduktion möglich ist. Sehr wichtig scheinen mir die Versuche von GUYER und SMITH zu sein, welche zeigen, daß ein chemischer Reizstoff gleichzeitig ein Organ und seine latenten Erbfaktoren gleichsinnig verändern kann: eine Emulsion aus der Substanz von Kaninchenlinsen und NaCl-Lösung wurde einem Huhn injiziert und aus diesem ein Serum gewonnen, das einem trächtigen Kaninchen eingespritzt wurde mit dem Erfolge, daß die Jungen erbliche Linsendefekte aufwiesen. Es muß auch in diesem Falle eine Parallelinduktion vorliegen, indem durch die Blutbahn derselbe Reizstoff die Gene der Linsenzellen und die homologen Gene im Keimplasma gleichsinnig verändert hat. Was hier für schädliche Eigenschaften eingetreten ist, muß unter Umständen auch für indifferente oder nützliche möglich sein.

Man kann sich wohl vorstellen, daß der Reiz in vielen Fällen zu den latenten Gene der Keimzellen in so abgeschwächtem Maße vordringt, daß er sie nicht verändert, oder daß diese nur zu einer bestimmten Zeit („sensible Periode“) beeinflußbar sind. So würde es sich erklären, daß viele Somationen nie zu Mutationen werden, oder daß der abgeschwächte Reiz nur eine ganz geringe Veränderung der zentralen Gene bewirkt (Progene von FICK), so daß viele Generationen nötig sind, um eine volle Erblichkeit zu erzielen. Aus dem



Gesagten folgt, daß die Genetiker den Lamarckismus mit Unrecht ablehnen, weil man sich nicht denken könne, wie vom Soma aus die Keimzellen induziert werden können. Von Vererbung sollte man freilich nur sprechen bei Eigenschaften, die durch die Gene bedingt werden. DÜRKENS „plasmogene Vererbung" ist nur eine „Scheinvererbung" und kann weder für noch gegen den Lamarckismus ausgespielt werden. Es ist auch nicht zweckmäßig, bei der Scheinvererbung von „Induktion" zu reden, sondern dieser Terminus sollte wie bisher reserviert bleiben für eine Beeinflussung von Gene. DÜRKEN setzte Kohlweißlingsraupen kurz vor der Verpuppung rotem Lichte aus, was durch Vermittlung der Augen eine Grünfärbung der Puppen zur Folge hatte, die auf einen Teil der unbeeinflußten Nachkommen überging. Wahrscheinlich bildete sich ein Ferment, das die Grünfärbung der Puppen auslöste und in die Eier der Puppen überging. Mit Vererbung oder mit Induktion hat dieser an sich sehr interessante Vorgang nichts zu tun. Der Weismannismus ist ferner über das Ziel hinausgeschossen, indem er den organischen Zusammenhang zwischen Keimzellen und Körperzellen bestritt, den Organismus selbst mit dem Spiel seiner körperlichen und geistigen Kräfte aus dem Gang der phyletischen Veränderungen ausschaltete und ihn zu einem belanglosen Anhang der vom Zufall abhängigen Keimzellen degradierte. Zufällige Mutationen spielen sicherlich in der Entwicklung der Lebewesen eine große Rolle, namentlich bei den Pflanzen, während bei den Tieren überall die aktiven Lebensäußerungen auf Grund des Nervensystems, der Muskeln und der Sinnesorgane die phyletischen Entwicklungsbahnen beeinflußten und ihnen ihre Richtung wiesen. Die Sinnesorgane der Tiere stellen in ihrer erstaunlichen Mannigfaltigkeit und Komplikation eine Höchstleistung der Natur dar. Ich hoffe in diesem Buche gezeigt zu haben, daß zu ihrem Verständnis das Selektionsprinzip und die LAMARCKschen Faktoren in gleichem Maße herangezogen werden müssen; letztere freilich ohne den Psycholamarckismus und ohne die vitalistische Lehre einer in jedem Falle sich äußernden direkten Anpassungsfähigkeit, denn eine solche teleologische Zielstrebigkeit kann angesichts der zahlreichen Unvollkommenheiten und krankhaften Variationen nicht angenommen werden. Diese Dysteleologie wird wohl am besten dadurch bewiesen, daß viele schwere Erkrankungen sich ebenso regelmäßig vererben wie normale Zustände und daß sogar „Letalfaktoren" vorkommen, die mit Sicherheit zum Tode führen.

9. Ablehnung einer vitalistischen Zielstrebigkeit. Das Wesen des Vitalismus (vgl. I, S. 28) sehe ich darin, daß er einen Organismus beherrscht sein läßt von einer metaphysischen Kraft, welche teleologisch wirkt und jede organische Veränderung, soweit es den Umständen nach möglich ist, immer nach der zweckmäßigen Seite lenkt. Gerade die Sinnesorgane zeigen uns deutlich, daß eine solche Annahme irrig ist, denn wir finden bei ihnen gar nicht selten unzweckmäßige Einrichtungen, die sich leicht hätten vermeiden lassen. Man kann natürlich nicht erwarten, daß ein niederes Tier schon ein Sehorgan von der Komplikation des Wirbeltierauges bildet, denn jedes Geschöpf ist gebunden an die Grenzen, welche ihm durch seine Organisation gezogen sind. Wohl aber darf man erwarten, daß eine Entelechie oder sonst eine übermaterielle vitalistische Kraft wenigstens nicht Konstruktionsfehler macht, die leicht zu vermeiden gewesen wären. Bekannt ist der Ausspruch von HELMHOLTZ, daß ein Optiker, der einen Apparat mit den

Fehlern des menschlichen Auges erfinden würde, mehr Tadel als Lob ernten würde. Unser Auge besitzt einen blinden Fleck, der fehlen würde, wenn der Opticus dicht hinter der Iris eintreten würde. Unsere Linse erhärtet im Alter und verliert dadurch ihre Akkommodationsfähigkeit. Wer das Fazettenauge einer Biene betrachtet, ist erstaunt über die vielen Haare auf der Cornea, welche nur schaden ohne zu nützen. Warum hat die geheimnisvolle Entelechie sie entstehen lassen oder später nicht unterdrückt? Das Superpositionsauge der Nachtschmetterlinge arbeitet mit einem sehr zweischneidigen Prinzip, denn es erkauft die größere Lichtstärke dadurch, daß das Bild verschwommen wird. In das Auge von *Nautilus* und in die vordere Augenkammer von *Sepia* (**450**) dringt Seewasser ein, das natürlich häufig Schmutzteile enthält. Die langen steifen Augenstiele der Diopsiden müssen diesen Raubfliegen beim raschen Fliegen oft hinderlich sein, selbst wenn sie, was noch fraglich ist, das Entfernungsschätzen erleichtern. Bei manchen Spinnentieren (**529**) schafft die Natur zuerst zugewandte Sehstäbchen, verwandelt sie dann in abgewandte und schließlich wieder in zugewandte. Dieses Umherprobieren spricht nicht dafür, daß die Natur einem klar erkannten Ziel zustrebt. Im Vogelauge (**660**) wird der Pecten gewisse Vorteile der Ernährung bedingen, jedoch wirkt er nachteilig durch Erzeugung eines großen blinden Flecks. Die Befestigung der Columella der Schlangen am Quadratum (**179**) muß bei allen Kaubewegungen starke Geräusche hervorrufen, ein Nachteil, der durch Aufhebung jener Verbindung leicht zu beseitigen wäre. Die vielen Energieübertragungen im Gehörorgan der Amnioten (**158**) sind kein Zeichen einer sehr geschickten Konstruktion, ebensowenig wie der Umstand, daß das dünnhäutige und daher leicht verletzbare Trommelfell bei seinem ersten Auftreten im Niveau der äußeren Haut liegt. Die Taubheit des Auerhahns am Schlusse des Balzens gereicht dem Vogel oft zum Verhängnis. Die paradoxen Temperaturempfindungen unserer Haut (S. 40) und viele andere Sinnestäuschungen beweisen, daß unsere Sinnesorgane sehr verbesserungsbedürftig sind, und dasselbe gilt für die Sinnesorgane der Arthropoden, die bei Häutungen vorübergehend außer Funktion gesetzt werden. Alle diese Unvollkommenheiten, deren Zahl sich leicht vermehren ließe, sprechen gegen die Existenz eines supramateriellen teleologischen Prinzips. Seine Annahme ist überflüssig, denn es leistet bei der Vervollkommnung der Sinnesorgane jedenfalls nicht mehr, als wir von den Gebrauchswirkungen, den psychischen und den chemisch-physikalischen Kräften der Organismen unter der Kontrolle der Selektion erwarten dürfen.



Literaturverzeichnis zu Bd. II.

Die Titel von Abhandlungen sind nur durch Stichworte angedeutet, die von Büchern vollständig angegeben worden. Wenn keine Zeitschrift angegeben ist, so ist die vorhergehende gemeint. ⁰ = dem Verfasser nicht im Original zugängig, sondern nur aus einem Referat oder einer Notiz bekannt. Das Verzeichnis wurde ungefähr Anfang August 1923 abgeschlossen. Infolge des Weltkrieges fehlt seit 1914 viel ausländische Literatur. Das Verzeichnis umfaßt hauptsächlich neuere Schriften, etwa seit 1890; von älteren nur besonders wichtige.

Abkürzungen.

AAnz Anatomischer Anzeiger, Jena, G. Fischer.
Abderhalden Abderhaldens Handb. der biolog. Arbeitsmethoden, Berlin, Urban u. Schwarzenberg.
AbhBiol Abhandlungen zur theoret. Biologie, Berlin, Borntraeger.
AbhSenckenberg Abhandl. der Senckenbergischen naturforsch. Ges., Frankfurt a. M.
ABiol Archives de Biologie.
ABiont Arch. für Biontologie.
AfAPh Arch. f. Anatomie und Physiologie (anat. u. phys. Abtlg.), Leipzig, Veit.
AfAughlk Archiv für Augenheilkunde.
AfEM Archiv für Entwicklungsmechanik, Leipzig, Engelmann *).
AfmA Archiv für mikrosk. Anatomie, Bonn, Cohen *).
*) Vereinigt seit 1923 als **AfmAEM** Arch. f. mikr. Anatomie und Entwicklungsmechanik, Berlin, Springer.
AfN Archiv für Naturgeschichte, Berlin, Nicolai.
AfP Archiv für Protistenkunde, Jena, Fischer.
AfZ Archiv für Zellforschung, Leipzig, Engelmann.
AH Anatomische Hefte, Wiesbaden, Bergmann.
APhys Pflügers Arch. f. Physiologie.
ARass Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie, München, Lehmann.
AItalAE Archivo Italiano di Anatomia ed Embriologia.
AmJA Amer. Journal of Anatomy, Philadelphia, Wistar Institute.
AmJPhys Amer. Journal of Physiology.
AmNat American Naturalist.
AMNH Annals and Magazin of Natural History.
AnatRec Anatomical Record, Philadelphia.
AnScn Annales des Sciences naturelles, Zoologie, Paris.
AnZoolJap Annotates Zoologicae Japonenses.
ArbWien Arbeiten aus dem zool. Institut Wien.
ArbWürzburg Arbeiten aus dem zool. Institut Würzburg.
ArkZ Arkiv för Zoologie, Stockholm.
AZexpér Archives de Zoologie expérimentale, Paris.
v. Bardeleben v. Bardeleben Handb. der Anat. des Menschen, Jena, Fischer.
BCbl Biologisches Centralblatt, Leipzig, Thieme.
BiolBull Biological Bulletin.
BullFB Bulletin scientifique de France et Belgique.
BullHarvard Bulletin Mus. comp. Zoology at Harvard College, Cambridge, Mass.
Bronn Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig, Winter.
CarnegiePubl Carnegie Institution of Washington, Publication No. . . .
ContrEmbrCarnegie Contributions to Embryology of Carnegie Institution, Washington.
CR Comptes rendu de l'Academie, Paris.
DenkschrJena Denkschriften der med.-nat. Ges., Jena, Fischer.
Diss Dissertation.
ErgAE Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Wiesbaden, Bergmann.
ErgPhys Ergebnisse der Physiologie, Wiesbaden, Bergmann.
ErgZ Ergebnisse der Zoologie, Jena, Fischer.
FFNeapel Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Berlin, Friedländer.
HdN Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Fischer.
JAnat Journal of Anatomy, London.
JapJZ Japanese Journal of Zoology.
JenaZ Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, Jena, Fischer.
JexpZ Journal of experimental Zoology.

JfOrnith Journal für Ornithologie.
JGen Journal of Genetics.
JGenPhys Journal of General Physiology.
JLinnSocZool Journal of the Linnean Society, Zoology.
JMAPh Internationale Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie, Leipzig, Thieme.
JMorph Journal of Morphology.
JPhys Journal of Physiology.
JRHydr Internat. Revue f. Hydrobiologie, Leipzig.
KdG Kultur der Gegenwart, Leipzig, Teubner.
MArb Schwalbes Morphologische Arbeiten, Jena, Fischer.
MJb Morphologisches Jahrbuch, Leipzig, Engelmann.
MittNeapel Mitteilungen der zool. Station zu Neapel, Berlin, Friedländer.
Nagel Nagels Handbuch der Physiologie.
NALeop Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Halle.
Natwiss Die Naturwissenschaften, Berlin, Springer.
NatWochschr Naturwissenschaftliche Wochenschrift, Jena, Fischer.
PalZ Paläontologische Zeitschrift, Berlin, Borntraeger.
PAmAcASc Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences.
PAmAcnatSc Proceedings of the Am. Academy of natural Sciences, Philadelphia.
PNAc Proceedings of the National Academy of nat. Sciences, Philadelphia.
PRS Proceedings of the Royal Society, London.
PZS Proceedings of the Zoolog. Society, London.
PlanktonExp Plankton-Expedition, Kiel, Lipsius.
QJmSc Quarterly Journal of microscop. Science.
SAnatVortr Sammlung anatomischer u. physiol. Vorträge, Jena, Fischer.
SBGesMorph Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München.
SBGesnatFr Sitzungsber. d. Ges. naturforschender Freunde in Berlin.
Sc Science.
Semon Semons Zoolog. Forschungsreise nach Australien, Jena, Fischer, 5 Bde.
Valdivia Wiss. Ergeb. d. deutsch. Tiefsee-Expedition auf d. Dampfer Valdivia, Jena, Fischer.
VAG Verhandl. d. deutsch. anat. Ges., Jena, Fischer.
VZG Verhandl. d. deutsch. zool. Ges., Leipzig, Engelmann.
VZBGWien Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien.
VortrEM Vorträge über Entwicklungsmechanik.
Willey Zool. results of a voyage to New Britain, New Guinea; Cambridge.
Winterstein Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiologie, Jena, Fischer.
ZAnz Zoolog. Anzeiger, Leipzig, Engelmann.
ZB Zoolog. Bericht, Jena, Fischer.
ZBiol Zeitschrift für Biologie.
ZBull Zoological Bulletin, Woods Hole.
ZfallgPhys Zeitschr. f. allgemeine Physiologie, Jena, Fischer.
ZfAE Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bergmann (München), Springer (Berlin).
ZfiAbstl Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Berlin, Borntraeger.
ZfwZ Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Leipzig, Engelmann.
ZJb(Anat)(Syst)(Allg) Zoolog. Jahrbücher, anat., systemat., allgemeine Abtlg., Jena, Fischer.
ZMorph Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie, Stuttgart, Schweizerbart.
Zool Zoologica, Stuttgart, Nägele.

Allgemeines über Sinnesorgane.

Hesse, Anatomie d. Sinnesorgane, HdN IX, 31. **Pütter,** Physiologie der Sinnesorg., HdN IX, 82. **Asher,** Gesetz der spez. Sinnesenergie, ZfPsych d. Sinnesorg., Abt. 2, 41, 1907, 157. **Ranke,** Übergangssinnesorgane, ZfwZ 25, 1875, 143. **Nagel,** Geruch u. Geschmack, Zool 18, 1894 (Wechselsinnesorgane). **Jourdan, Et.,** Sinne u. Sinnesorgane d. niederen Tiere, Leipzig, Weber, 1891. **Droogleever, Fortuyn,** Vergl. Anatomie des Nervensystems. I. Leitungsbahnen der Wirbellosen, Haarlem, Bohn, 1920. **Veraguth,** Sensibilität des Menschen, Natwiss 1913, 636. **Jensen,** Reiz, Bedingung, Ursache, AbhBiol No. 11, 1921. **Vészi,** Irritabilität, HdN V, 542. **Schwalbe,** Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorgane, Erlangen 1887. **Wundt, W.,** Grundzüge d. physiolog. Psychologie, Bd. I, Leipzig, Engelmann, 1908. **Kries, J. v.,** Allg. Sinnesphysiologie, Leipzig, Vogel, 1923.

Sinneszellen.

Botezat, Sinnesdrüsenzellen, AAnz 34, 1909, 449; 37, 1910, 513; Geschmacksorgane, 36, 1910, 428. **Kolmer,** Sinnesknospen, AAnz 26, 1905, 560; 27, 1905, 416; 36, 1910, 281; Cortisches Organ, AfmA 70, 1907, 695. **Bielschowsky** und **Brühl,** Labyrinth d. Säuger, 71, 1908, 22. **Arnstein,** Schmeckbecher d. Säuger, 41, 1893, 195.

Tastorgane der Wirbellosen.

Allgemeines. Baglioni, Die niederen Sinne, in Winterstein 4, 1913, 520.

Coelenteren. Hadzi, Hydra, ArbWien 17, 1907, 225. **Groselj,** Aktinien, ibid. S. 269. **Kassianow,** Alcyonarien, ZfwZ 90, 1908, 496; Lucernarien, 69, 1901, 287. **Hertwig, O. u. R.,** Nervensystem u. Sinnesorgane der Medusen, Leipzig, 1878. **Hesse,** Rhizostoma, ZfwZ 60, 1895, 411. **Kühn,** Coelentera, in Bronn II, 2, 1914, 374. **Krasinska,** Medusen, ZfwZ 109, 1914, 328. **Korotneff,** Siphonophoren, Mitt. Neapel 5, 1884, 229.

Echinodermen. Ludwig, in Bronn II, 3; Holothurien, 1889/92, S. 70. **Hamann,** ibid. Seesterne, 1899, 550; Histologie der Echinodermen, Jena, Gust. Fischer, 1884/89.

Vermes. v. Lenhossék, Lumbricus, AfmA 39, 1892, 102. **Wallengren,** Polychaeten, JenaZ 36, 1901, 165. **Hesse,** Lumbricus, ZfwZ 58, 1894, 406. **Oppenheimer,** Polychaeten, PAmAcASc 37, 1902, No. 21. **Smirnow,** Lumbricus, freie Nervenendigungen, AAnz 9, 1894, 570. **Schmidt,** chem. Sinn, Polychaeten, BCbl 42, 1922, 193. **Bayer,** Rüsselegel, ZfwZ 64, 1898, 648. **Goldschmidt,** Ascaris, ZJb(Ant) 18, 1903, 1; Festschr. f. R. Hertwig II, Jena 1910, 330.

Mollusken. Plate, Chiton, ZJb, Suppl. 4 u. 5, Fauna chilensis. **Blumrich,** Chitonen, ZfwZ 52, 1891, 404. **Nowikoff,** Placophoren, ZfwZ 88, 1907, 153. **Smidt,** Freie Nervenendigungen, Helix, AAnz 20, 1902, 495. **Merton,** Opisthobranchier, AbhSenckenberg 36, 1920, 449. **Boll,** AfmA 5, Suppl., 1869. **Flemming,** AfmA 5, 1869, 415; 6, 1870, 439. **Arey** und **Crozier,** Chiton, Aestheten, JexperZ 29, 1919, 158.

Arthropoden, Allgemein: **Holmgren,** AAnz 12, 1896, 449. **v. Rath,** Ber.nat. Ges. Freiburg 9, 1894, 137. **Duboscq,** Trachéates, AZexpér. (3) 5, 1897, 461. **Leydig,** ZAnz 9, 1886, 284, 308. **Fortuyn,** Vergl. Anat. d. Nervensystems, I. Haarlem 1920, 191.

Crustaceen. Laubman, ZJb(Anat) 35, 1912, 105. **v. Rath,** ZAnz 15, 1892, 96. **Bethe,** Mysis, ZJb(Anat) 8, 1895, 544.

Arachnoiden. Schröder, Scorpionkämme, ZfwZ 90, 1908, 436. **Schaxel,** Spinnen, JenaZ 56, 1920, SB 13. Leierförmige Organe: **M'Indoo,** PAmAcnatSc 63, 1911, 375. **Vogel,** ZAnz 53, 1921, 177; JenaZ 59, 1923, 171. **Scheuring,** Heterometrus, ZAnz 40, 1912, 370.

Myriopoden. Hennings, ZfwZ 80, 1906, 576. **v. Rath,** Chilognathen, AfmA 27, 1886, 419. **Bütschli,** Chilognathen, BCbl 4, 1885, 113. **Duboscq,** Chilopodes, AZexpér (3) 5, 1897, 401. **Fuhrmann,** Antennale Sinnesorgane, ZfwZ 119, 1921, 1.

Insekten. Lehr, Dytiscus, ZfwZ 110, 1914, 87; 111, 1914, 428. **Pflugstaedt,** Dipteren, ZfwZ 100, 1912, 1. **v. Buddenbrock,** Halteren, Verhnat.-histVer Heidelberg 13, 1916, 497; SBAkad. Heidelberg (nat. Kl.) B, 1918, No. 8; APhys 175, 1919, 125. **Vogel,** Schmetterlingsflügel, ZfwZ 98, 1911, 68. **v. Rath,** 46, 1888, 413 u. 61, 1896, 499. **Hochreuther,** Dytiscus, 103, 1912, 1. **Erhardt,** Insektenflügel, ZJb(Anat) 39, 1916, 293. **Röhler,** Tryxalis, Musca, 22, 1905, 225. **Günther,** Schmetterlingsflügel 14, 1901, 551. **Schenk,** Antennen, 17, 1903, 573. **Zawarzin,** Aeschna, ZfwZ 100, 1912, 245; u. Melolontha, 100, 1912, 447. **Ruland,** Antennen, 46, 1888, 602. **Viallanes,** Insectes, AZexpér (6) 14, 1882. **Holmgren,** Raupen, AAnz 12, 1896, 449. **Hilton,** Lepidopterous larvae, AmNat 36, 1902, 561. **Boehm,** Lepidopteren, ArbWien 19, 1911, 219. **Wolff,** Schlammsinnesorgane bei Mückenlarven, JenaZ 58, 1921, 77. **Guyenot,** Trompe des Lepidoptéres, BullFB 46, 1913, 279.

Tastorgane der Wirbeltiere.

(Vgl. Haut der Wirbeltiere in I, 606 ff.) Eine scharfe Sonderung der folgenden Abschnitte läßt sich nicht durchführen.

Allgemeines. Maurer, Epidermis, Leipzig 1895. **Botezat,** Säuger, Mensch, AAnz 42, 1912, 193, 273. **Thunberg,** Physiologie der Druck-, Temperatur- und Schmerzempfindung, in Nagel 3, 1905, 647. **v. Frey,** Die Gefühle, Leipzig 1894; Temperatursinn, ErgPhys 9, 1910, 351. **Goldscheider,** Schmerzproblem, Berlin, Springer, 1920. APhys 165, 1916, 1; 168, 1917, 36. **Blix,** Temperaturpunkte, ZBiol 20, 1884, 141; 21, 1885, 145.

Amphioxus. Joseph, AAnz 32, 1908, 448. **Retzius,** Biol. Untersuch. 8, 1898, 118. **Dogiel,** AH 21, 1903, 145. **Heymans** et **Van der Stricht,** Mém. cour. Acad. Belg. 56, 1897/98, No. 3. **Franz,** Tentakel, Systematik, JenaZ 58, 1922, 369; Haut, Sinnesorgane, JenaZ 59, 1923, 402.



Freie Nervenendigungen. **Botezat,** AAnz 33, 1908, 45; 39, 1911, 143; 42, 1912, 193, 273; Säugerzunge ZfwZ 71, 1902, 211. **Dogiel,** Nagelbett, Mensch, AfmA 64, 1904, 173; äußere Genitalorgane, Mensch, AfmA 41, 1893, 585; Augenmuskeln 68, 1906, 501. **°Ruffini,** Revue gen. d'histologie I, Lyon-Paris, 1905.

Sinnesknospen (s. auch Seitenorgane). **Wunderer,** Anamnia, AfmA 71, 1908, 504. **Botezat,** AAnz 37 1910, 513. **Stendell.** Mormyrus, ZfwZ 115, 1916, 650. **Dogiel,** Stör, AfmA 49, 1897, 769. **Franz,** Mormyrus, ZJb(Anat) 42, 1920, 100. **Herrick,** Cutaneous sense organs of fishes, AmNat 37, 1903, 313. **Oppenheimer,** Reptilien, MArb 5, 1896, 445. **Ritter,** Typhlogobius, BullHarvard 24, 1893. **Sanzo,** Papille cutanee nei Gobi, MittNeapel 20, 1910/13, 251. **Pfaffenzeller,** Kiemenbogen-Reusen, Süßwasserfische, ZJb(Anat) 44, 1923, 615. **Cox,** Cavesfishes, Appendix to Rep. fisheries for 1904, 377. **°Cook and Neal,** Taste buds of Elasmobranches entodermal, Tufts Coll. Stud. 5, 1921, 45; JcompNeur 33, 1921, 1. **Meng,** Fischbarteln, ZJb(Anat) 45, 1923, 149.

Tastzellen und kapsuläre Tastkörper. **Baumeister,** Rhinophis (Schlange), ZJb(Anat) 26, 1908, 423. **Van de Velde,** Vögel, Säuger, AAnz 31, 1907, 621. **Schmidt,** Schlangen, ZJb(Anat) 40, 1918, 167; Uroplatus, 36, 1913, 417; Voeltzkowia ZfwZ 94, 1910, 671; Gecko 101, 1912, 234. **Retzius,** Pacini.-Körp., BiolUntersuch 8, 1898, 114. **Kolmer,** Elephas, AAnz 54, 1921, 73. **Botezat,** Vögel, ZfwZ 84, 1906, 205; Hundeschnauze, MJb 29, 1902, 439; Maulwurfsschnauze AfmA 61, 1903, 730; Talpa, Mergus, AAnz 31, 1907, 575; 33, 1908, 45; Vögel, 34, 1909, 449; 37, 1910, 513; 42, 1912, 193, 273. **Hulanicka,** Crocodile, AZexpér 53, 1913/14, 1; Schildkröten, AAnz 46, 1914, 485. **Nowik,** Grandrysche Körperchen, AAnz 36,1910, 217. **Huss,** Talpa, ZfwZ 63, 1898, 1. **Merkel,** Haustiere, Mensch, AfmA 11, 1875, 636; Die Endigungen der sensib. Nerven in der Haut, Rostock 1880. **Osawa,** Hatteria, AfmA 47, 1896, 570. **Gaupp.** Anatomie des Frosches, III, 596, Tastflecke. **Bielschowsky,** Talpa, Centetes. AAnz 31, 1907, 187. **Ramström,** Peritoneum, AH 36, 1908, 309. **Sala.** Pacinische Körperchen, AAnz 16, 1899, 193; Herbstsche Körper, 19, 1901, 595. **Timofeew,** Genitalia, Säuger, AAnz 11, 1896, 44. **Attias,** Menschl. Hornhaut. Graefes Arch. f. Ophthalmol. 83, 1912. **Tretjakoff,** Schweinerüssel, ZfwZ 71, 1902, 625. **Michailow,** Harnblase der Säuger, AfmA 71, 1908, 254. **Szymonowicz.** Hautnerven, Tasthaare, AfmA 45, 1895, 624; Entenschnabel 48, 1897, 329. **v. Schumacher,** Lamellenkörperchen, AfmA 77, 1911, 157. **Dogiel,** Vögel, AAnz 25, 1904, 558; Conjunctiva, AfmA 37, 1891, 602; Herz, Blutgefäße, AfmA 52. 1898, 44; Bauchfell, Sehnen, Muskeln, 59, 1902, 1; Haut des Menschen, ZfwZ 75, 1903, 46; Herbstsche Körper, 66, 1899, 358.

Tasthaare der Reptilien. **Cohn,** Agamiden, ZAnz 44, 1914, 145. **Schmidt.** Agamiden, AAnz 53, 1920, 113. **Voeltzkowia,** ZfwZ 94, 1910, 671; Reptilien. ZJb 40, 1918, 185. **Preiss.** Agamiden, JenaZ 58, 1921, 25.

Tasthaare der Säuger, s. I, 609.

Seitenorgane.

Allgemeines. **Herrick,** Cutaneous sense organs, AmNat 37, 1903, 313. **Parker,** Function of lat. line, Bull.BureauFisheries 24, 1905, 183; 29, 1909, 51. **Hofer,** Funktion, Ber.bay.biol.Versuchsstat.München 1, 1908, 115. **Beard,** Lat. Line and Aud. Organ, ZAnz 7, 1884, 123, 140. **Schulze,** Fische, Amphib., AfAPh 1861, 759; AfmA 6, 1870, 62. **Maurer,** Epidermis, Leipzig 1895.

Cyclostomen. **Ayers-Worthington,** Bdellostoma, AmJA 7, 1907, 327. **Alcock,** Ammocoetes, JAnat 33, 1899, 135. **Langerhans,** Petromyzon planeri. Verh.nat.forsch.Ges.Freiburg i. Br. 6, 1873. **°Razzauti,** Petromizonti, AItalAE 15, 1916, 1.

Selachier. **Allis,** Mustelus, QJmSc 45, 1902, 87; Plagiostomi. JcompNeur 35, 1923, 231. **Ewart-Mitchell,** Laemargus, TransRSocEdingburgh 37, 1895, 59; Raja, ibid. S. 87. **Garman,** BullHarward 17, 1888, 57. **Reese,** Chimaera, JexpZ 9. 1910, 349. **Ruud,** Chimaera, ZJb(Anat) 40, 1917, 421; Spinax, 41, 1920, 459. **Todaro,** AZexpér 2, 1873, 534. **Collinge,** Chimaera, PZS 1895, 878. **Solger,** Chimaera, AfmA 17, 1880, 95; Selachier, S. 458. **Cole,** Chimaera, AAnz 12, 1896, 172. **Fuchs,** Funktion, APhys 59, 1895. **Dean,** Rhinochimaera; JCollegeScUnivTokio 19. 1904, No. 4. **Klinkhardt,** Spinax, Ontogenie, JenaZ 40, 1905, 423. **°Johnson.** Lat. canal. Jcomp. Neur. 28, 1917, 1.

Lorenzinische Ampullen. **Boll,** AfmA 4, 1868, 375. **Brandes,** VZG 1898, 179. **Minckert,** AAnz 19, 1901, 497. **Brohmer,** AAnz 32, 1908, 25. **Pell,** 53, 1920, 57. **Peabody,** ZBull 1, 1897. **Forssel,** ZfwZ 65, 1899, 725. **Leydig,** Haie u. Rochen, Leipzig 1852.

Savische Bläschen. **Boll,** AfAPh 1875, 456. **Garman,** Sc 19, 1892, 128.

Ganoiden. **Allis**, Amia, JMorph 2, 1889, 463; Polypterus, AAnz 17, 1900, 433; Polyodon, ZJb (Anat) 17, 1903, 659. **Collinge**, QJmSc 36, 1894, 499. **Nachtrieb**, Polyodon, JexpZ 9, 1910, 455. **Traqair**, Calamoichthys, Proc.R. Geol.Soc.Ireland 1870.

Teleosteer. **Olmsted**, Cutting Facialis in Amiurus, JexperZ 31, 1920, 369. **Chambers**, Regeneration, Amiurus, PNAc 8, 1922, 186. **Allis**, JMAPh 20, 1903, 21, 1904. **Collinge**, PZS 1895, 274. **Pollard**, Siluroids, ZJb(Anat) 5, 1892, 525. **Guitel**, Lophius, AZexpér (2) 9, 1891, 125. **Pfuller**, Macruriden, JenaZ 52, 1914, 1. **Cole**, Gadus, TransLinnSoc (2) Zool 7, 1896. **Hellig**, AfAPh(Anat) 1912, 117. **Bodenstein**, Cottus, ZfwZ 37, 1882, 121. **Leydig**, AfAPh 1850, 170; Organe eines 6. Sinns, NALeop 34, 1868, 1; Haut indischer Cyprinoiden, Bonn 1883, 1; Hautsinnesorgane, ZJb(Anat) 8, 1895, 1. **Ritter**, Typhlogobius, Bull-Harvard 24, 1893, 51. **Solger**, AfmA 18, 1880, 364; ZAnz 5, 1882, 660. °**M'Donnell**, System of the lateral line in Fishes, 1862. **Bartels**, Leptocephalus, JenaZ 58, 1922, 319. **Guitel**, Lepadogaster, AZexpér (2) 6, 1889, 423. **Emery**, Fierasfer, FFNeapel 2, 1880. **Günther**, Deepsea-Fishes, Challenger 22, 1887. **Clapp**, Batrachus tau, JMorph 15, 1898, 223. **Putnam**, Blind fishes of Mammoth-cave, AmNat 6, 1872, 6. **Sanzo**, Papille cutanee nei Gobi, MittNeapel 20, 1912, 251.

Amphibien. **Maurer**, Epidermis, Leipzig 1895. **Malbranc**, ZfwZ 26, 1875, 24. **Harrison**, AfmA 63, 1904, 35. **Leydig**, AfmA 12, 1876, 170; MJb 2, 1876, 287. **Sarasin**, Ichthyophis, Ceylonwerk 2. **Platt**, Necturus, QJmSc 38, 1896. °**Bugnion**, Organs sensitifs du Protée, Lausanne 1873.

Stiftchenzellen der Batrachierlarven: **Kölliker**, ZAnz 8, 1885, 439. **Leydig**, ibid. S. 749. **Langerhans**, Salamandra, AfmA 9, 1873, 745.

Gleichgewichtserhaltung und Schwerkraftorgane bei Wirbellosen.

Allgemeines. **Kühn**, Orientierung der Tiere im Raum, Jena, Fischer, 1919. **Hensen**, Statocystenhypothese, APhys 74, 1899, 22. **Bethe**, BCbl 14, 1894, 95, 563. **Mangold**, Gehörsinn und statischer Sinn, Winterstein 4, 1913, 841. **Verworn**, Gleichgewicht und Otolithenorgane, APhys 50, 1891, 423.

Schlafstellung: **Krüger**, BCbl 33, 1913, 14. **Romeis**, Fische, 31, 1911, 183. **Werner**, Fische, ibid. S. 41. **Günther**, Ruhelagerung, ZfangewAnat 5, 1919, 114.

Coelentera. **Bigelow**, Pelagidae, JexpZ 9, 1910, 751. **Mayer**, Scyphomedusen, Publ 47, Carnegie Inst. 1906. **Hesse**, Rhizostoma, ZfwZ 60, 1895, 411. **Schewiakoff**, Rhizostoma, MJb 15, 1889, 21. **Maas**, Medusen, MmMusHarvard 23, 1897, 40. **Spek**, Rhizostoma, ZAnz 44, 1914, 406. **Hertwig, R.**, Ctenophoren, JenaZ 14, 1880, 313. **Bauer**, Ctenophoren, ZfallgPhys 10, 1910, 231. **Berger**, Cubomedusae, Mem.biol.Lab.HopkinsUniv. 4, 1900.

Echinodermata. **Becher**, Leptosynapta, BCbl 29, 1909, 413. **v. Buddenbrock**, Synapta, 32, 1912, 564. **Cuénot**, ABiol 11, 1891, 498, 501. **Hamann**, Seeigel, JenaZ 21, 1887, 142.

Vermes. **v. Buddenbrock**, Arenicola, BCl 32, 1912, 564; Branchiomma, ZJb(Allg) 33, 1913, 441. **Fauvel**, Polychäten, AnScn (9) 6, 1907. **Ehlers**, Arenicola, ZfwZ 53, Suppl., 1892, 217. **v. Graff**, Turbellaria in Bronn 1904/8, 2204; Acoela, Leipzig, Engelmann, 1891, 38. **de Beauchamp**, Kalkbeutel der Rädertiere, AZexpér (4) 6, 1907, 1; (4) 10, 1909, 1; JRHydr 3, 1910, 205. **Luther**, acoele Turbellarien, ActSocFauna fennica 36, 1912, No. 5. **Eisig**, Ariciiden, MittNeapel 21, 1913, 472.

Mollusca. Lamellibranchier: **v. Buddenbrock**, Pecten, ZJb(Allg) 35, 1915, 301. **Bauer**, Pecten, ZJb(Allg) 33, 1913, 127. **Pelseneer**, Nucula, ZJb(Anat) 4, 1891, 501; Lamellibranches, Siboga-Exped. 53a, 1911, 110. **Drew**, Yoldia, MemBiolLabJHopkinsUniv. 4, No. 3, 1899. **List**, Mytiliden, FFNeapel 27, 1902. **Grave**, Pinna, BiolBull 24, 1913, 14. **v. Jhering**, Gehörwerkzeuge d. Moll., Habilitationsschrift, Erlangen 1876; Phylogenie d. Moll., AbhArchMollKunde 1, 1922, 1. **Schaberg**, Mesodesma, JenaZ im Druck befindlich.

Gastropoden: **Baunacke**, Pulmonaten, BCbl 33, 1913, 427; 34, 1914, 371, 497. **Tschachotin**, Heteropoden, ZfwZ 90, 1908, 343. **Plate**, Janella, ZJb(Anat) 11, 1898, 193; Solenoconchen 5, 1892, 336. **Schmidt**, Pulmonaten, JenaZ 48, 1912, 515. **Leydig**, Gastropoden, AfmA 7, 1871, 202. **Lacaze-Duthiers**, Gastropoden, AZexpér 1, 1872, 97. **Pfeil**, Helix, ZfwZ 119, 1921, 79. **Jlyin**, Pterotrachea, Gleichgewichtsorgan, CblfPhysiol 13, 1900. **Claus**, Heteropoden, AfmA 12, 1876, 103; 15, 1878, 341. **Ranke**, Pterotrachea, 12, 1876, 565. **Simroth**, Einheim. Weichtiere, ZfwZ 26, 1876, 268. **Guiart**, Tectibranches,



Causeries scient. Soc. zool. France No. 4, 1900. **Beck,** Buliminus, JenaZ 48, 1912, 187. **Schumann,** Gadinia, ZJb, Suppl. 13, 1911, 62. **Haeckel,** Chilina, ibid. S. 36. **Wille,** Stenoggra, JenaZ 53, 1915, 717. **Frank,** Trochiden, JenaZ 51, 1914, 473. **Thiem,** Docoglossen, 54, 1917, 383 u. 568. **Kleinsteuber,** Calytraeen, ZJb, Suppl. 13, 1913, 460. **Bouvier,** Prosobr. AnScn (7) 3, 1887.

Cephalopoden. Hamlyn-Harris, ZJb(Anat) 18, 1903, 327. **Chun,** in Valdivia 18, 1915. **Fröhlich,** APhys 102, 1904, 415. **Bauer,** MittNeapel 19, 1909, 213. **Huxley et Pelseneer,** Spirula, BullFB 26, 1895, 28.

Arthropoda. Crustacea: **v. Buddenbrock,** ZJb(Allg) 34, 1914, 479. **Kühn,** Astacus, VZG 1914, 262. **Delage,** AZexpér. (2) 5, 1887, 1. **Prentiss,** Decapoden, BullHarvard 36, 1901, 167. **Kreidl,** Palaemon, SBAkadWien 102, 1893, 149. **Bauer,** Mysis, ZfallgPhys 8, 1908, 343. **Doflein,** Brachyura, Valdivia 6, 252. **Müller,** Tanymastix, BCbl 38, 1918, 257. **Zavadsky,** Gammarus, ZAnz 45, 1915, 65. **Beer,** APhys 73, 1898, 1; 74, 1899, 364. **Claus,** Platysceliden, Wien, Hölder, 1887. **Mrazek,** Schwimmen von Branchipus, BCl 33, 1913, 700.

Insecta: Baunacke, Nepa, ZJb(Anat) 34, 1912, 179; ZAnz 35, 1910, 484. **Graber,** Otocystenähnl. Organe, AfmA 16, 1879, 36. **Grobben,** Ptychoptera, SBAkadWien(Math.-Kl) 72, I, 1875, 433. **Gross,** Ephemera, ZJb(Anat) 19, 1904, 91. **Wodsedalek,** Ephemera, BiolBull 22, 1912, 253.

Tunicata, Grobben, Doliolum, ArbWien 4, 1882, 201. **Seeliger,** Tunicaten, Bronn 1895. **Neumann,** Doliolum, Valdivia 12, 1913, 93 (ersch. 1906). **Martini,** Appendicularien, ZfwZ 92, 1909, 563; 94, 1910, 139. **Uljanin,** Doliolum, FFNeapel 10, 1884, 56. **Grave,** Ammoroucium-Larva, JMorph 36, 1922, 71.

Gehörorgane von Wirbellosen.

1. **Hören der Wassertiere. Winterstein,** Würmer, CblfPhys 22, 1908, 759. **Cole,** Gammarus, PRS 82 B, 1910, 391. **Körner,** Würmer, CblfPhys 23, 1909/10, 554; Fische, Natwiss 1919, 378; ZfOhrhlkde 73; 74. **Körner u. Grünberg,** Fische, ZfOhrhlkde 79, 1920, 301 (keine Schädigung der Sinneszellen nach ununterbrochenem bis zu 500 Stunden langen, starken Schall). **Zeleny,** Würmer, BiolBull 8, 1905, 312. **Hensen,** Statocystenhypothese, APhys 74, 1899, 22. **Krausse,** Fische, ZfallgPhys 17, 1915/18, 263. **v. Frisch,** Zwergwels kommt auf Pfiff, BCbl 43, 1923, 439. °**Mac Donald,** Pimephales, associations with sound, JcomplPsychol Baltimore 2, 1922, 191.

2. **Chordotonalorgane der Insekten, Graber,** AfmA 20, 1882, 506. **Lee,** 23, 1884, 133. **Rádl,** BCbl 25, 1905, 1. **Vogel,** Schmetterlinge, ZfwZ 100, 1912, 226. **Pflugstaedt,** Dipteren, ZfwZ 100, 1912, 36. **Lehr,** Dytiscus, ZfwZ 110, 1914, 109; 111, 1914, 428. **Schön,** Biene, ZJb(Anat) 31, 1911, 439. **Oyen,** Bacillus, Diss. Leipzig 1901. **Becker,** Postantennalorgan d. Collembolen. ZfwZ 94, 1910, 327. **Erhardt,** Insektenflügel, ZJb(Anat) 39, 1916, 293. °**Mc Indoo,** Auditory sense of honeybee, JcompNeur 34, 1922, 173.

3. **Johnstonsches Organ. Child,** ZfwZ 58, 1894, 475. **Lehr,** Dytiscus, ZfwZ 111, 1914, 428. **Berlese,** Gli Insetti, Milano 1909, 646. **Zawarzin,** Aeschna, ZfwZ 100, 1912, 254. **Eggers,** ZAnz 57, 1923, 224.

4. **Tympanalorgane der Insekten. v. Adelung,** Locustiden, ZfwZ 54, 1892, 316. **Graber,** Orthopteren, DenkschrAkadWien(math.-natKl) 36, 1875. **Herbig,** Gryllus, AfmA 61, 1902, 697. **Schwabe,** Orthopteren, Zoologica No. 50, 1906. **Vogel,** Tagfalter, ZfwZ 100, 1912, 226; Cicaden, Natwiss 9, 1921, 427; ZfAE 67, 1923, 190. **v. Kennel,** Spanner u. Zünsler, ZAnz 39, 1912, 163. **Hagemann,** Corixa, ZJb(Anat) 30, 1910, 394. **Eggers,** Lepidoptera, 41, 1919, 274; Correlation mit Flügeln, VZG 1923. **Stobbe,** Noctuiden, SBGesnatFr 1911, 93. **Peter,** Hörvermögen, Schmetterling Endrosa, BCbl 32, 1912, 724. **Japha,** Tonerzeug. Schmetterlinge, Schr.phys.oek.Ges.Königsberg 46, 1905, **Wefelscheid,** Plea, ZJb(Syst) 32, 1912, 450.

5. **Hören der Insekten. Graber,** Die Insekten, I, München 1877. **Regen,** Thamnotrizon, SBAkad.Wien(math.-natKl) 3. Abt., 117, 1909, 487;; APhys 155, 1914, 193, 245; Gryllus, ZAnz 40, 1912, 305. **Nagel,** Niedere Sinne, Diss. Tübingen 1892. **Lubbock,** Ameisen, Bienen, Wespen, Leipzig 1883. **Wasmann,** Ameisen, BCbl 11, 1891, 26; Zool 26, 1899, 58. **Fielde u. Parker,** Ameisen, PAmAcnatSc 56, 1904/5, 642. **Child,** Mücken, ZfwZ 58, 1894, 475. **Armbruster,** Bienen, Natwiss 1922, Heft 27; Arch.f.Bienenkunde 4, 1922, 239. **Fischer,** Raupen, Insektenbörse 19, 1902, 329. **Schenk,** Hymenoptera, ZJb(Anat) 17, 1903, 610. **v. Buttel-Reepen,** Bienen, BCbl 20, 1900 (Sep. S. 25). **Turner and Schwarz,** Catocala, BiolBull 27, 1914, 275. **Stobbe,** Noctuiden, SBGesnatFr Berlin 1911, 95.

6. **Hören der Spinnen. Dahl,** ZAnz 37, 1911, 522; AfmA 24, 1885, 1; ZJb(Syst) 5, 1891, 206. **Pritchett,** AmNat 38, 1904. **Montgomery,** 44, 1910, 152. **M'Indoo,** PAmAcnatSc 63, 1911, 375. **Prell,** ZAnz 48, 1917, 61.

Labyrinth und schalleitender Apparat der Wirbeltiere.

Allgemeines. Beard, Lateral line and auditory organ, ZAnz 7, 1884, 123, 140. **Gaupp.** Schalleit. Apparat. ErgAE 8, 1898, 1900; Kopfskelett in O. Hertwig, Ontog. d. Wirbelt. 7, 1905, 605; Reichertsche Theorie (Hammer-, Amboß- u. Kieferfrage), AfAPh(anatAbt) 1912, Suppl., 1913, 1—416. **Retzius,** Gehörorgan d. Wirbeltiere, Stockholm 1881/84. **Hasse,** Morph. u. Histol. d. häutig. Labyrinths, Leipzig, Engelmann 1873. **Kolmer,** Endapparate des N. VIII, ErgPhys 11, 1911, 372. **Wittmaack,** Exper. Schädigung, APhys 120, 1907, 249; ZfOhrheilk 59, 1909, 211; Erregungsvorgang, VGesdeutschOhrärzte 1921, 229; Bedeutung des Neuroepithels (Hören ohne Cortisches Organ), KlinWochschr 45, 1922, 2220. **Yoshi,** exper. Schädigung, ZfOhrheilk 58, 1909, 201. °**A. Gray,** Labyrinth of animals, 2 vols, London 1907/08; Labyrinth, PRSLondon, Ser B, 80, 1908, 507. **Okajima,** Mac. neglecta, ErgAE 21, 1913, 143. **Stibbe,** Ontwikkeling der Crista quarta (Mac. negl.), Proefschrift, Utrecht, 1922. **Killian,** Ohrmuskeln, AAnz 5, 1890, 226. **Bender,** Glossopharyngeus, Facialis in Semon III, 2, 1906, 341; VAG 21, 1907, 38. **Kingsley,** Ossicula auditus, Tufts College studies No. 6, 1900, 203. **Huxley,** Malleus and incus in other Vertebrates, PZS 1869, 391. **Koelliker.** Grundriß d. Entwgesch., 2. Afl., 1884. **Gadow,** Visceral arches, PhilTrans RSoc 179, 1889; Evolution of auditory ossicles, AAnz 19, 1901, 396. **Keibel,** Duct. endolymph., Ontog., AfmA 89, 1916, 189. **Wenig,** Duct. endolymph., Ontog., AAnz 49, 1917, 576; Anamnia, MJb 45, 1913, 295. **Fineman,** Duct. endolymph., Ontog., AH 53, 1915, 5. °**Goodrich,** Chorda tympani and middle ear, in Rept. Birds. Mamm., QJmSc 61, 1915/16. °**Kawano,** Säugerlabyrinth, Ontog., AfOhrNasKehlkh 110, 1922, 89.

Physiologisches. v. Stein, Ohrlabyrinth, Jena 1894. °**Bonnier,** L'oreille, 5 vols, Paris, Masson. **Ewald,** Physiol. Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden 1892. **Nagel,** Lageempfindung, Nagels Handb. III, 734. **Kubo,** Augenbewegungen, APhys 114, 1906, 143. **de Klein u. Magnus,** Function d. Otolith. 186, 1921, 6. **Maier u. Lion,** Endolymphbewegungen, 187, 1921, 47. **Goltz,** Frosch, Taube, 3, 1870, 172. **Magnus,** Otolith. Function, Natwiss 1922, 927.

Fische. Edinger, CblPhys 22, 1908/9, 1. **Piper,** CblPhys 20, 1906/7, 293. **Parker,** AmNat 37, 1903, 185; BullBureauFisheries 29, 1909, 43; 30, 1910, 97. **Maier,** Amiurus, Hören, ArchHydrobiol 4, 1909, 393. **Körner,** Amiurus, Hören, ZfOhrenhlkde 73, 1916, 257. °**Macdonald,** Pimephales, ability of hearing, Jcomp Psychol 2, 1922, 191. **Tullberg,** SvenskaVet.akadHandl 28, 1903. **Loeb,** Scyllium, APhys 49, 1891, 186; 50, 1891, 66. **Lee,** Galeus, JPhysiol 15, 1894, 47; 17, 1894, 192. **Bethe,** Teleostei, BCbl 14, 1894, 95 u. 563. **Kubo,** Augenbewegungen, APhys 115, 1906, 457. **Ewald,** Aal, APhys 116, 1907, 186. **Fröhlich,** Hippocampus, APhys 106, 1904, 84. **Howes,** Raia, Tympanum, JAnat 17, 1883. **Llyod** and **Sheppard,** Zygaena, labyrinth, PZS 1922, 976. **Leydig,** Rochen u. Haie, Leipzig, Engelmann, 1852, 29. °**Stewart,** sharks, labyrinth, JLinnSocZool 29, 1906. **Krause,** Petromyzon, VAG 1905, 257. **Tretjakoff,** Äußere Ampulle, AAnz 32, 1908, 165. **Studnicka,** Petromyzon, AAnz 42, 1912, 529. **Bierbaum,** Tiefseefische, ZfwZ 111, 1914, 281. **Tschernoff,** Exocoetus, AAnz 34, 1909, 91. **Wenig,** Cupula, MJb 50, 1919, 319. **Burne,** Ceratodus, AAnz 43, 1913, 396. **Coupin,** sac auditif du Protopterus, BullMusd'histnatParis 1922, 217. **Steiner,** Exstirpation, Hai, SBBerlAkad 1886, 498. **Okajima,** Salmo, Macula neglecta, AAnz 40, 1912, 189.

Amphibien. Wiedersheim, Urodelen, MJb 3, 1877, 500. **Stöhr,** Urodelenschädel, Ontog., ZfwZ 33, 1880, 477; Anurenschädel, Ontog 36, 1882, 68. **Hasse,** Frösche, AnatStudien 1, 1873, 377; **Siredon,** ibid. S. 611. **Parker,** Batrachia, PhilTransRSocLondon 166, 1872; 172, 1882. **Iwanzoff,** Ossicula, AAnz 9, 1894, 578. **Drüner,** Urodelen, ZJb(Anat) 19, 1904, 361; AAnz 23, 1905, 545. **Courtis,** Kröten, AmNat 41, 1907, 677. **Yerkes,** Frosch, APhys 107, 1905, 207. **Okajima,** Hynobius, Ontog AH 45, 1911; Cryptobranchus, AH 32, 1907, 233. Onychodactylus, ZfwZ 94, 1910, 171. **Coggi,** Kalksäckchen, AAnz 5, 1890, 177. **Gaupp,** Anat. d. Frosches, 2. Afl., Abtlg. 3, Braunschweig 1904; Rana, Primordialcranium, MArb 2, 1893; 4, 1895. **Whiteside,** Sacc. endolymph., Rana, AmJA 30, 1922, 231. **Herter,** Kalksack, Rana, AAnz 55, 1922, 530. **Sarasin,** Ichthyophis, Ceylonwerk 2, 1890, 207; AAnz 7, 1892, 812. **Cope,** Batrachia, JMorph 2, 1888. **Reed,** Urodelen, JMorph 33, 1919/20, 325. **Kingsbury** and **Reed,** Columella, JMorph 20, 1909, 549. **Cope,** Batrachia, ossicula auditus, AmNat 22, 1888, 464. **Marcus,** Gym-



nophionen, MJb 40, 1910, 105. **Peter,** Ichthyophis, MJb 25, 1898, 555. **Retzius.** Coecilia, AAnz 6, 1891, 82; Cryptobranchus, BiolUntersuch 18, 1914, 79. **Spemann,** Ontog. d. Tuba Eustachii, Rana, ZJb(Anat) 11, 1898, 389. **Fuchs.** Urodelen, Ontogenie, VAG 1907, 8. **Villy,** ear and access. organs of frog, QJmSc 30, 1890, 523. **Harrison,** perilymph. spaces, JMAPh 19, 1902, 221. **v. Lenhossek.** Spinalganglien, Kalksäckchen, AfmA 26, 1886, 370. **Kothe,** Ontog. Gehörknöchelchen, Anuren, AfN 76, 1910, Diss. **Streeter,** Migration of ear vesicle in tadpole, AnatRec 21, 1921, 115. **Schmalhausen,** Gehörknöchelchen, AAnz 56, 1923, 534.

Reptilien. Hasse, Schildkröten, AnatStudien 1, 1873, 225; Coluber, ibid. S. 648; Crocodile, S. 679. **Clason,** Eidechse, ibid. S. 300. **Smith,** Schildkröte, AAnz 46, 1914, 547. **Versluys,** Eidechsen, Sphenodon, ZJb(Anat) 12, 1899, 161; Columella, Lacertilier 19, 1904, 107. **van Beneden,** Crocodiles, ArchBiol 3, 1882, 497. **Killian,** Ohrmuskeln, Krokodil, JenaZ 24, 1890, 632. **Wiedersheim,** Phyllodactylus, MJb 1, 1876, 517. **Okajima,** Schlangen, AH 53, 1915, 325. **Dollo,** Malleus of Lacertilia, QJmSc 23, 1883, 579. **Noack,** Emys, Mittelohr, AfmA 69, 1907, 457. **Bender,** Ontog., Columella, Paukenhöhle, Testudo, AbhAkadWissMünchen(math-physKl) 25, 1912, No. 10. **Tornier,** Chamaeleo, Kopflappen, ZJb(Anat) 21, 1904, 1. **Schauinsland,** Hatteria, AfmA 56, 1900, 747; Zool 16, 1903, Taf. IV. **Möller,** Schlangen, Columella, Ontog., AfmA 65, 1905, 439. **Watson,** Theriodontia, PZS 1921, 62. **Fleissig,** Geckolabyrinth, Ontog., AH 37, 1908.

Physiologisches: **Trendelenburg** u. **Kühn,** AfAPh(physAbtlg) 1908, 160. **Werner,** Taubheit, BCbl 22, 1902, 746. °**Kuroda,** audition in reptiles, JcompPsychol 3, 1923, 27.

Vögel. Satoh, Vogelschnecke, Basel, Schwabe, 1917. **Hasse,** Labyrinth, AnatStudien 1, 1873, 189. **Breuer,** physiol. Versuche, SBAkWien 116, 3. Abtlg., 1917, 249; 112, 3. Abtlg., 1903, 315. **Krause,** Columella, Berlin 1901. **Smith,** Mittelohr, QJmSc 48, 1905, 11. **Denker,** Basilarmembran, BCbl 26, 1906, 600. **Pohlman,** Ligaments in Middle-Ear, JMorph 35, 1921, 229. **Held,** Cortisches Organ, AbhsächsAkadWiss(math.-nat.Kl) 31, 1909, 193.

Balztaubheit des Auerhahns: **v. Graff,** ZfwZ 41, 1884, 107. **Schwalbe,** AfAPh(anatAbt) 1890, 42. **Ehrlich,** AAnz 31, 1907, 195. **Olt,** Diss. Gießen 1921. **Plate,** AfmA 91 I, 1918, 208.

Säuger. Ossicula. **Broom,** Dicynodon, PZS 1912, 419. **Doran,** Ossicula, TransLinnSocLondon (2) 1. Zoology, Pt. VII, 1878. **Broman,** Gehörknöchelchen, Mensch, Ontog., VAG 12, 1898; AH 11, 1899, 507. **Frey,** Hammer-Amboß, APhys 139, 1911, 548; AH 44, 1911, 363. **Kingsley** and **Ruddick,** ossicula and mammalian ancestry, AmNat 33, 1899, 219. **Baur,** Quadratum, BCbl 6, 1886, 648; QJmSc 28, 1888, 169. **Fuchs,** Gehörknöch., Ontog., AfAPh(Anat) 1905, Suppl.; 1906, Suppl. **Parker,** skull of pig, PhilTransRSoc 164, 1874; skull of Mammalia, 2 Abh., 176, 1885. **Gaupp,** Hammer-, Amboß-, Kieferfrage, AfAPh(Anat) 1912, Suppl., 1913, 1.

Cortisches Organ, Maculae, Nervus octavus. **Corti,** ZfwZ 3, 1851, 109. **Held,** AbhsächsGesWiss(Math.-physKl) 28, 1902, 1; 31, 1909, 193. **Wittmaack,** JenaZ 55, 1918, 537; VerhGesDHals-,Nasen-,Ohrenärzte 1921, 229. **Pritchard,** Ornithorhynchus, PhilTrans 172, 1881, 267. **Kolmer,** AfmA 70, 1907, 695; Endapparate des N. VIII, ErgPhys 11, 1911, 372. **Bielschowsky** u. **Brühl,** Endorgane, AfmA 71, 1908, 22. **Hensen,** ZfwZ 13, 1863, 481; ArchfOhrheilk 6. I, 1871. **Nuel,** MémAcBelgique 42, 1878. °**Van der Stricht,** Membrana tect., ContrEmbrCarnegie 7, 1918, 55; Haircells 9, 1920, 109. **Oort,** N. VIII, AAnz 51, 1918, 272. **Voit,** N. acusticus, AAnz 31, 1907, 635. **Stütz,** Mac. negl., MJb 44, 1912, 403. **Benjamins,** vierte Crista (Mac. negl.), ZfOhrhlk 68, 1913, 101. **Fischer,** atyp. Gewebsformen (Mac. negl.), ZfHalsNasOhrhlk 3, 1922, 177. **Sakai,** Mac. negl. d. Mensch., ZfOhrhlk 82, 1922, 50. **Asai,** Blutgef. im Labyrinth, AH 36, 1908, 369, 711. **De Burlet,** Perilymph. Raum, AAnz 53, 1920, 302. **Hardesty,** tectorial membrane, AmJAnat 18, 1915, 1, 471. **Schaffer,** Alfonso Corti, Natwiss 1922, 537.

Trommelfell, Mittelohr, Tuba, Ductus endolymph. **Dreyfuss,** Mittelohr, Ontog., MArb 2, 1893, 507. **Piersol,** Schlundspalten, ZfwZ 47, 1888, 155. **Bondy,** Shrapnellsche Membran, AH 35, 1908, 293. **Peter,** Ohrtrompete, AfmA 43, 1894, 327. **Eschweiler,** Mittelohr, AfmA 53, 1899, 558. **Perovic** und **Aust,** Ductus endolymph., Ontog., AH 52, 1915, 701. **Siebenmann,** Duct. endolymph., Mensch, BeitrAnatPhys des Ohrs 12, 1919, 59. **Richter,** Pferd, Luftsack der Tuba, SchweizArchfTierhlkde 1923, 61. **Frazer,** middle ear, JAnat 57, 1922, 18.

Einzelne Ordnungen. **Alexander,** Echidna, in Semon 3, II, 1904, 3. **Lange,** Walohr, ZfHalsNasOhrhlk 3, 1922, 63. **Boenninghaus,** Zahnwal, ZJb(Anat) 19, 1904, 189. **Matthes,** Wale, Sirenen, AAnz 41, 1912, 514. **Hanke,** Bartenwale, JenaZ 51, 1914, 487. **Siebenmann,** Mensch, in v. Bardeleben, Handbuch



5, II, 1897, 195; Labyrinthmodell, ZfOhrhlk 82, 1922, 1. **v. Cyon,** Tanzmaus, APhys 89, 1902, 427. **Rawitz,** Tanzmaus, CblfPhys 15, 1902, 649; 16, 1902, 42. **Alexander u. Kreidl,** Tanzmaus, 16, 1902, 45. **Kuiper,** Tanzmaus, Proefschrift, Rotterdam 1913. **Denker,** Gehörorgan der Säuger, Leipzig 1899. ErgAE 9, 1900, 297; Monotremen, in Semon 3, I, 1901, 635. **Wittmaack,** Bogengänge, Tanzmaus, VOtolGes 1912, 235. **Kolmer u. Eisinger,** Elephas. Monatsschr.f. Ohrhlk. 57, 1923, 175.

Hörtheorien, Physiologisches. **Helmholtz,** Tonempfindungen, 5. Afl., Braunschweig 1896. **Meyer,** Hörtheorie, APhys 153, 1913, 369; 78, 1899; 81, 1900. **Clasing,** Hörtheorien, MittgZoolInstMünster Heft 2, 1920, 14. **Shambough,** Tonempfindung, APhys 138, 1911, 155; AmJA 7, 1907/8, 245. **Wätzmann,** Resonanztheorie, Braunschweig 1912; APhys 123, 1908; Natwiss 1922, 542. **Wittmaack,** Resonanztheorie, APhys 120, 1907, 249; Schallschädigungen, ZfOhrhlk 54 u. 59; Beitr.z.Anat.u.Pathol.desOhrs 9, 1916, 1. **Yoshi,** Schallschädigung, ZfOhrhlk 58, 1909, 201. **Sulze,** Raumorientierung, Mensch, Natwiss 1920, 788. **Bárány,** Schwindel u. Bogenapparat, Natwiss 1913, 396, 423. **Hardesty,** s. oben. **Budde,** math. Theorie der Gehörsempfindung, in Abderhalden V, 7, 1; 1920.

Äußeres Ohr. **Henneberg,** Ontog., AH 36, 1908, 107; Bedeutung der Ohrmuschel, 40, 1909, 95. **Fürbringer,** Abstammung der Säuger, FestschrfHaeckel (Jen. Denkschr. 11) 1904, 573. **Boas,** Ohrknorpel und äußeres Ohr, Kopenhagen 1912; AAnz 30, 1907, 434. **Henneberg,** Ohrmuschel, AH 36, 1908, 107; 40, 1909, 95. **Ruge,** äuß. Ohr der Monotremen, MJb 25, 1897, 202. **Cords,** Ohrknorpel, Monotremen, AH 56, 1919, 243. **Schmidt, Joh.,** Ohrmuschel versch. Säuger, Berlin 1902. **Schwalbe,** menschl. Ohrmuschel rudimentär? AfAPh(Anat) 1889, Suppl., 241; Darwinsche Spitze, AAnz 4, 1889, 176; äußeres Ohr, in v. Bardeleben 5, II, 1897, 111; Primaten, ZMorph 19, 1916, 545. **Küpper,** Bedeutung der Ohrmuschel, ArchfOhrhlk 2, 1874, 158. **Mach,** Funktion der Ohrmuschel, 9, 1875, 72. °**Streeter,** Primate auricle, AnatRec 23, 1922, 335. **Bean,** am. human races, AmJAnat 18, 1915, 201. **Binder,** Morelsches Ohr, AfPsychiatrie 20, 1889, 514. **Friedenthal,** Beitr.z.Natgesch.d.Menschen. V. Sonderformen der menschl. Leibesbildung. Jena, Fischer, 1910, 54. **Franke,** Ohrmuskeln des Menschen. Passows u. Schäfers Beitr. 6, 1914, 214.

Temperaturorgane.

Patten, Limulus, QJmSc 35, 1893, 34. **Jennings,** Verhalten der niederen Organismen, Leipzig, Teubner, 1910. **Kafka,** Tierpsychologie I, Leipzig, Barth, 1914. **Nagel,** Cornea und Conjunctiva, APhys 59, 1895, 563. **Veress,** Wärmeempfindlichkeit, 89, 1902, 1. **Häggquist,** Mensch, AAnz 45, 1914, 46. **Babák,** Amphibien, ZfPhysdSinnesorg 47, 1912. **Frey,** Temperatursinn d. menschl. Haut, ErgPhys 9, 1910, 351. **Herter,** Temperatursinn, Pyrrhocoris, BCbl 43, 1923, 27; Gryllus, Formica, ibid. S. 282. °**Morgan,** Temperature senses, frog, JexpZ 35, 1922, 83.

Geruchs- und Geschmacksorgane der Wirbellosen.

Allgemeines. Nagel, Geruchs- u. Geschmackssinn, Zool 18, 1894 (Coelenterata bis Insekten). **Graber,** chem. Reize, BCbl 5, 1885, 385, 419, 483 (Würmer, Schnecken, Insekten, Amphibien); 7, 1887, 13 (Insekten); 8, 1889, 743 (Meerestiere). °**Henning,** der Geruch, Leipzig 1916; ErgPhys 17, 1919, 614. **Jennings,** das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig, Teubner, 1910.

Protozoen. Alverdes, Infusorien, ZAnz 55, 1922, 19. **Schaeffer,** Amöben, BiolBull 31, 1916, 303; 32, 1917, 45; JofAnimalBehaviour 7, 1917, 220.

Würmer, Echinodermen. Löhner, Schmecken der Blutegel, BCbl 35, 1915, 1904, 138. **Kepner** and **Cash,** Stenostoma, JMorph 26, 1915. **Kennel,** Turbellarien, ZJb(Anat) 3, 1889, 466. **Steinmann-Breslau,** Turbellarien, Leipzig 1913, 84, 142. **Parker** and **Stabler,** Taste and smell, AmJPhysiol 32, 1913, 230. **Prouho,** Seesterne, CRParis 110, 1343. **v. Uexküll,** Schlangensterne, ZfBiol 46, 1905, 1. **Bayer,** Rüsselegel, ZfwZ 64, 1898, 648. **v. Apáthy,** Hirudineen, Mitt Neapel 8, 1888, 153. **Preyer,** Seesterne, MittNeapel 7, 1886/87, 191. **Pearl,** Planarien, QJmSc 46, 1903. **Dewoletzky,** Nemertinen, ArbWien 7, 1888. **Schmidt,** chem. Sinne, Polychäten, BCbl 42, 1922, 193. **Racovitza,** Polychaetes, AZexpér (3) 4, 1896, 419. **Smith,** Earthworm, AmJPhys 6, 1902, 459. **Loeb,** Gehirnphys. d. Würmer, APhys 56, 1894, 247. **Gross,** Nereis, chem. sense, JexpZ 32, 1921, 427. **Söderström,** Spionidae, Diss. Uppsala 1920; ZoolBidragfranUppsala 8, 1923, 327. **Spengel,** Oligognathus, MittNeapel 3, 1881.

Crustaceen. Balss, Garneelen, BCbl 33, 1913, 508. **Marcus,** Galatheiden, ZfwZ 97, 1911, 511. **Holmes u. Homuth,** Astacus, BiolBull 18, 1910, 155. **Laubmann,** Carididen, ZJb(Anat) 35, 1913, 140. **vom Rath,** Krebse, ZAnz 14, 1891,



195. **Kotte,** Tiefseegarneefe, ZJb(Anat) 17, 1903, 644. **Bethe,** Carcinus, APhys 68, 1897, 449. **Bell,** Reactions of crayfish, JcompNeur 16, 1906, 299. **Hadly.** Reactions of lobster, Sc 35, 1912, 1000. **Doflein,** Lebensgewohnheiten bei dekap. Krebsen, FestschrfRHertwig 3, 1910; Geruchssinn bei Wassertieren, BCbl 31, 1911, 706. **Copeland,** Palaemonetes, AnatRec 24, 1923, 394.

Myriopoden, Arachnoiden. Fuhrmann, Diplopoden, ZfwZ 119, 1921, 44. **vom Rath,** Tausendfüße, AfmA 27, 1886, 419. **Hennings,** Tausendfüße, BCbl 24, 1904, 274; Tömösvarysches Organ, ZfwZ 76, 1904, 26. **Bertkau,** Solpugiden, ZAnz 1891, No. 381. **Rühlemann,** Solpugiden, ZfwZ 91, 1908, 599. **Schröder,** Skorpione, 90, 1908, 436. °**Hindle** and **Merriman,** Argas, Parasitology 5, 1912/13. **Samson,** Ixodes, ZfwZ 93, 1909, 229. **Pritchett,** Spinnen, AmNat 38, 1904, 859.

Insekten. vom Rath, ZfwZ 46, 1888, 413. **Hauser,** 34, 1880, 367. **Ruland,** 46, 1888, 602. **Will,** 42, 1885, 674. **Nagel,** Geruch und Geschmack, Zool 18, 1894. **Graber,** chem. Reize, BCbl 5, 1885, 385, 449, 483; 7, 1888, 13. **Fabre,** Souvenirs entomologiques, Paris 1879/1908; deutsch, Stuttgart, Franckh. **Forel,** Sinnesleben der Insekten, München 1910; Psychische Fähigkeiten der Ameisen, München 1907; Etudes myrmecologiques, Bull. soc. vaudoise sc. nat. 20, 1885. **Wasmann,** psych. Fähigkeiten der Ameisen, Stuttgart 1909; Ameisen, Zool 26, 1899; Raupenwespen, Geruchssinn, AllgZfEntomol 4, 1908, 190. **Hase,** ArbBiolReichsanstfLandwirtsch 12, 1923, 51; Habrobracon, Natwiss 1923, 801. **Wacker,** Hymenoptera, Antennenorg., AfmAEM (im Druck). **Fielde,** ants, BiolBull 7, 1904, 227; 10, 1905, 1. **Demoll,** Sirex, ZfwZ 92, 1909, 202. **Picard,** Pimpla, CR 172, 1921, 1617. **Vogel,** Wespen, Bienen, ZAnz 53, 1921, 21; ZfwZ 120, 1923, 281. **Henning,** Ameisen, NatWochschr 1916, 744. **Brunn,** Ameisen-Orientierung, Jena, Fischer, 1914; BCbl 36, 1916, 261; 37, 1917, 357. **Zander,** Biene, BCbl 33, 1913, 711. **v. Buttel-Reepen,** Leben der Bienen, Braunschweig 1915, 178. **M'Indoo,** Biene, JexpZ 16, 1914, 265; °senses of insects, AnnRepSmithsonInst (f. 1920) 1922, 461. **Käfer,** BiolBull 28, 1915, 407. **Wolff,** Biene, NALeop 38, 1876. **v. Frisch,** Biene, VZBGWien 1918, 129; ZJb(Allg) 37, 1919, 1; 38, 1921, 1; Abderhalden, S. 121. **Röhler,** Tryxalis, ZAnz 28, 1903, 188; 30, 1906, 211; ZJb(Anat) 22, 1906, 225. **Wille,** Phyllodromia, Beih. z. Z. f. angew. Entomol. 1920. **Lauterborn,** Chironomus, ZAnz 29, 1906, 207. **Kraepelin,** Fliegen, ZfwZ 39, 1883, 713. **Standfuss,** Schmetterlinge, Aus der Natur 4, 1908, 385. **Bandermann,** Tagfalter, Soc. entomol. 32, 1917, 49. **Minnich,** Pieris, AnatRec 24, 1923, 393.

Mollusken. Spengel, Osphradium, ZfwZ 35, 1881, 333. **Bernard,** Org. palleaux, Prosobranches, AnScn(7)Zool 9, 1890, 96. **Willem,** Prosobranches aériens, BullAcadBelgique (3) 29, 1895, 73. **Pelseneer,** Prosobranches aériens, ABiol 14, 1895, 351. **Lacaze Duthiers,** Basommatophoren, AZexpér 1, 1872, 437. **Plate,** Testacella, ZJb(Anat) 4, 1890, 596. **Plate,** Janelliden, ZJb(Anat) 11, 1898. **Kretzschmar,** Cyclophorus, JenaZ 56, 1919, 1. **Yung,** Geruchssinn, Helix, ArchdePsychol 3, 1903, 1. **Flemming,** Sinnesepithelien, Mollusken, AfmA 6, 1870, 439. **Stahl,** Schnecken, JenaZ 22, 1888, 557, u. Festschrift f. Haeckel, 1904, 355. **Plate,** Chitonen, ZJb Suppl. V, 1901, 424. **Weber,** Cardium, ArbWien 17, 1907, 210. **Thiele,** Muscheln, ZfwZ 48, 1889, 47. **List,** Mytilus, FFNeapel 27, 1902, 226. **Watkinson,** Cephalopoden, JenaZ 44, 1909, 353. **Frank,** Trochiden, JenaZ 51, 1913. (Diss.) **Thiem,** Docoglossen, JenaZ 54, 1917, 333, 405. **Guiart,** Opisthobranches, MémSocZoolFrance 14, 1901. **Jordan,** Aplysia, BCbl 37, 1917, 2. **Willey,** Nautilus, Zoolog. Results VI, Cambridge 1902. **Baglioni,** Cephalopoden, ZBiol 53, 1910, 255. **Dakin,** Muscheln, MittNeapel 20, 1911/13, 1. **Sarasin,** Helix personata, ArbWürzburg 6, 1883, 102. **Boll,** Heteropoden, AfmA 5, 1869, Suppl., 59.

Geruchsorgane der Wirbeltiere einschl. Jacobsonsches Organ und Gaumenbildung.

Allgemeines. Peter in O. Hertwig, Handbuch d. Entwicklungslehre II, Teil 2, 1, 1901. **Zuckerkandl,** Jacobsonsches Organ, ErgAE 18, 1908, 801. **Disse,** Riechepithel, ibid. 10, 1900, 487. **Kamon,** Geruchsknospen, Teleosteer, Säuger, AfmA 64, 1904, 653. **Henning,** Geruch, ErgPhys 17, 1919, 572. °**Herrick,** Phylogenetic differentiation of organs of smell and taste, JcompNeur 18, 1908, 157. **Blaue,** Nasenschleimhaut, Fische, Amphibien, ZAnz 5, 1882, 657; AfAPh(Anat. Abt) 1884.

Acrania. Hatschek, Amphioxus, VAG 1892, 137; ZAnz 7, 1884, 517. **Parker,** Amphioxus, PAmAcASc 43, 1908, 436. **Kohl,** Amphioxus, ZAnz 13, 1890, 182. **Edinger,** Amphioxus, AAnz 28, 1906, 420. **Goldschmidt,** Amphioxides, Valdivia 12, 1905, 24. **Legros,** Dévelopment de la cavité buccale, Arch.



anat. micr. 1 u. 2, 1897. **Franz,** Syst. Revision. JenaZ 58, 1922, 369; 59, 1923, 401.

Cyclostomata. Ballowitz, SBAkadWissBerlin 1904, I, 671; Riechzellen, AfmA 65, 1905, 78. **Lubosch,** Petromyzon, JenaZ 40, 1905, 95. **Parker,** Smell, taste, Ammocoetes, JAcadnatScPhiladelphia 15 (sec. ser.) 1912, 221.

Selachii. Sund, Spinax, ZJb(Anat) 22, 1906, 157. **Berliner,** Ontog., AfmA 60, 1902, 386. **v. Uexküll,** Scyllium, ZBiol 32, 1894. **Parker,** Mustelus, BullUSBureauFisheries 32, 1913, 63. **Sheldon,** Mustelus, JexpZ 10, 1911, 51; reactions of dogfish, JcompNeur 19, 1909, 273. **Asai,** Mustelus, AH 49, 1913, 445.

Teleostei, Ganoidei. Wiedersheim, Tetrodon, AAnz 2, 1887, 652. **Herrick,** organ of taste, USFishCommBull for 1902, 1903, 237. **Burne,** Teleostei, PZS 1909, II, 610. **Tate Regan,** Plectognathen, PZS 1902, II 292. **Dogiel,** Riechepithel, AfmA 29, 1887, 74. **Kamon,** Geruchsknospen, AfmA 64, 1904, 653. **Emery** (Madrid-Moreno), Geruchsknospen, BCbl 6, 1887, 589. **Waldschmidt,** Polypterus, AAnz 2, 1887, 308. **Parker,** Amiurus, JexpZ 8, 1910, 535; Fundulus, JexpZ 10, 1911, 1. **Baglioni,** Balistes, ZBiol 53, 1910, 255. **Copeland,** Spheroides, JexpZ 12, 1912, 363.

Dipnoi. Huxley, Ceratodus, PZS 1876, 24. **Parker,** Protopterus, TransR IrishAcad 30, 1892, 109; Ber.nat.Ges. Freiburg i B. 4, 1888, 83. **Hyrtl,** Lepidosiren, Prag 1845.

Amphibien. Zuckerkandl, Jacobsonsches Organ, ErgAE 18, 1908, 801; AH 41, 1910, 1. **Gaupp,** Frosch, Abt. 3, 2. Afl., Braunschweig, Vieweg, 1904, 621. **Seydel,** MJb 23, 1895, 453. **Okajima,** Cryptobranchus, AAnz 29, 1906, 641. Onychodactylus, ZfwZ 94, 1910, 173. **Fleissig,** Cryptobranchus, AAnz 35, 1909, 48. **Burckhardt,** Triton, Ichthyophis, ZfwZ 52, 1891, 369. **Hinsberg,** Entw. d. Nasenhöhle, Anuren, Urodelen, AfmA 58, 1901, 411; Gymnophionen 60, 1902, 369. **Bancrof,** Pipa, BullEssexInst 27, 1895, 101. **Risser,** Bufo, JexpZ 16, 1914, 617. **Copeland,** Salamander, J.animalBehaviour 3, 260. **Sarasin,** Ichthyophis, Ceylon II, 1890, 175. **Anton,** Perennibranchiaten, MJb 44, 1912, 179; Cryptobranchus 38, 1908, 448. **Luna,** Ricerche sperimentali, ArchItalAnat 14, 1915. **Wilder,** Siren, ZJb 4, 1891, 653; Menopoma, Amphiuma 5, 1892, 155. **Higgins,** nasal organs (capsules), Illinois biol. monographs 6, 1920, No. 1.

Reptilien. Osawa, Hatteria, AfmA 52, 1898, 301. **Solger,** Nasenmuscheln, MJb 1, 1876, 467. **Leydig,** Deutschlands Saurier, 1872, 91; Schlangen, AfmA 8, 1872, 317; 50, 1897, 385. **Hoffmann** (in Bronns Klassen), Reptilien II, 864. **Born,** Saurier, MJb 5, 1879, 62. **Eckart,** Agamiden, JenaZ 58, 1922, 271; Berichtigung ibid. 1924. **Fischer,** Amphisbaena, AfmA 55, 1900, 441. **Born,** Schlangen, MJb 8, 1883, 188. **v. Mihalkowics,** Nasenhöhle, Jacobsonsches Organ, AH 11, 1899. **Hoffmann,** Sauropsiden, ZfNatwiss 55, 1882, 375. **Honigmann,** Schildkröten, BCbl 41, 1921, 241. **Seydel,** Schildkröten, Festschr. f. Gegenbaur 2, 1896, 387. **Röse,** Jacobsonsches Organ Krokodil, Mensch, AAnz 8, 1893, 458. **Gegenbaur,** Reptilien, Vögel, JenaZ 7, 1873, 1. **Broom,** organ of Jacobson, Sphenodon, JLinnSoc 29, 1906. **Beecker,** Saurier, MJb 31, 1903, 565. **Voeltzkow,** Krokodile, AbhSenckenberg 26, 1899, 51. **Busch,** Gaumen, ZJb(Anat) 11, 1898, 441. **Dohrer,** Gaumen, Schildkröte, MJb 44, 1912, 661. **Fuchs,** Gaumen, ZMorph 10, 1907, 409; 11, 1908, 153; Schildkröten, Schlangen, AAnz 38, 1911, 609. **Seydel,** Reptilien, Semons Reise 3, II, 1899, 487. **McCotter,** vomeronasal apparatus, Chrysemys, Rana, AnatRec 13, 1917. **Kathariner,** Wasserschlangen, ZJb(Syst) 13, 1900, 415. **Göppert,** sec. Gaumen u. Zunge, MJb 31, 1903, 311.

Vögel. Jobert, Nasendrüse, AnScn(5)Zool 11, 1869, 349. **Nitzsch,** Nasendrüse, MeckelsArchfPhysiol 6, 1820, 234. **Gegenbaur,** JenaZ 7, 1873, 1. **Strong,** JMorph 22, 1911, 619. **Ganin,** Nasendrüse, ZAnz 13, 1890, 285. **Raspail,** BullSoczoolFrance 24, 1899, 92. **Beecker,** MJb 31, 1903, 582. **Guerney,** sense of smell, Ibis (77) 4, 1922, 225. **Stellwag,** Gaumen, Ontog., MJb 44, 1912, 627.

Säuger. Allgemeines: **Zuckerkandl,** peripheres Geruchsorgan, Stuttgart 1887. **Henning,** Der Geruch, Leipzig, Barth, 1916, 533 S. **Zwaardemaker,** Physiologie des Geruchs, Leipzig 1895. **Teudt,** Geruchserscheinungen, BCbl 33, 1913, 716. **Nagel,** Mensch, in Nagel 3, 1904, 589. **Kallius,** Mensch, in v. Bardeleben, Lief. 13, Jena 1905.

Speziellere Arbeiten: **Paulli,** MJb 28, 1900, 147 u. 179. **Linde,** Sorex, 36, 1907, 495. **Seydel,** höhere Säuger, 17, 1891, 44. **Zuckerkandl,** Monotremen, AAnz 21, 1902, 386. **Parker,** Echidna, PZS 1894, 3. **Symington,** Ornithorhynchus, 1891, 575. **Seydel,** Echidna, in Semon 3, 445. **Weber,** Elephas, Studien über Säuger, 2, Jena 1898, 146. **Grosser,** Chiroptera, MJb 29, 1902, 1. **Kükenthal,** Wale, 2, Jena 1893, 322; Fauna arctica, 1, Jena 1900, 194. **Boenninghaus,** Phocaena, ZJb(Anat) 17, 1903, 11. **Gruhl,** Cetaceen, JenaZ 47, 1911, 367. **Rawitz,** Phocaena, JMAPh 17, 1909, 296. **Glitsch,** Saiga-Antilope, NALeop 36,

1870, No. 1. **Murie,** Saiga, PZS 1870, 451. **Jacobi,** Elchnase, AAnz 52, 1920. 41. **Beecker,** Sus, Ovis, MJb 31, 1903, 596. **Jentink,** Nasalis, Notes Leyden Mus 23, 1902, 121. **Forster,** äußere Nase, Mensch, AfAPh(Anat) 1917, ersch. 1918. **Virchow,** Nasenknorpel, Schimpanse, ZfEthnol 46, 1914. **Weinert,** Pithecanthropus, Stirnhöhlen, 54, 1922. **Friedenthal,** Beitr.z.Natgesch.d.Menschen, 5. Sonderformen d. menschl. Leibesbildung, Jena, Fischer, 1910, 59. **Grosser,** Mensch AAnz 43, 1913, 179. **Wiedersheim,** Semnopithecus (Nasalis), ZMorph 3, 1901, 300 u. 576.

Ontogenie inkl. Gaumen: **Matthes,** neuere Arb. über Primordialcrainum. ErgAE 23, 1921, 670; 24, 1922, 117. **Frets,** Säuger, Mensch, MJb 44, 1912, 409; 45, 1913, 481 u. 557. **Fuchs,** Gaumen, ZMorph 13, 1911, 97. **Schorr,** Gaumen. AH 36, 1908. **Sicher,** Gaumen, Mensch, AAnz 47, 1915, 512, 545. **Stadelmann,** Gaumenfortsätze, MJb 50, 1919, 115. **Peter,** Geruchsorgan, ErgAE 20, 1911, 43; Muscheln, AfmA 79 (I), 1912, 427.; 80 (I), 1912, 478; Atlas d. Entw. d. Nase u. d. Gaumens beim Menschen, Jena, Fischer, 1913. **Wenig,** Gaumen, MJb 52, 1923, 303.

Jacobsonsches Organ, Nasendrüsen: **Jacobson,** Descript. d'un organ observé chez les mammifères, Ann.Mus.d'hist.nat.Paris 18, 1811, 412. **Linde.** ArbZootomInstStockholm 9, 1914. **Herzfeld,** ZJb(Anat) 3, 1889, 551. **Mangakis,** erwachs. Mensch, AAnz 21, 1902, 106. **Smith,** Ornithorhynchus, AAnz 11, 1896. 161. **Broom,** Insectivora, PZS 1915, 157, 347; Orycteropus, ibid. 1909, 680. **Broman,** Nasendrüsen, Nager, AAnz 49, 1916, 170; Beuteltiere 50, 1917, 283; das Organon vomeronasale Jacobsoni ein Wassergeruchsorgan, AH 58, 1919, 143. **Maschke,** Stensonsche Gänge, Diss., Bern 1904. **Mc Cotter,** vomeronasal nerve. AnatRec 6, 1912. **Klein,** QJmSc 21, 1881, 98, 219, 549; 22, 1882. **Wegner,** Os nariale. Dasypus, MJb 51, 1922, 413.

Geschmacksorgane der Wirbeltiere.

Henning, Phys. d. Geschmacks, ErgPhys 19, 1921, 1. **Oppel,** Vgl. mikr. Anat. III, 1900, 439. Fische s. Tastorgane. **Kamon,** Hecht, AfmA 64, 1904, 653. **Gaupp,** Anatomie des Frosches III, 1904, 606. **Holl,** Salamandra, Frosch. Lacerta, SBWienerAkad 3. Abt., 92, 1885, 187; 95, 1887, 47 u. 161. **Bethe.** Frosch, AfmA 44, 1894, 185. **Niemack,** Frosch, AH 2, 1893. **Bath,** Krokodile. Vögel, ABiont 1, 1906, 1. **Botezat,** Vögel, AAnz 36, 1910, 428; ZfwZ 84, 1906, 205. **Greschik,** Vögel, AAnz 50, 1917, 257. **Mudge,** Vögel, TransZSLondon 16, 1902. **Honigmann,** Schildkröten, BCbl 41, 1921, 241. **Merkel,** Die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Rostock 1880. **Ponzo,** Menschl. Fötus, AAnz. 31, 1907, 570. **Hermann,** Säuger, SBAkadMünchen(mathKl) 18, 1889, 277. **Heidenhain,** Kaninchen, AAnz 45, 1914, 385; AfmA 85, 1914, Abtlg. 1, 365; Geschmacksknospen als Objekt einer allg. Theorie der Organisation, MünchmedWochschr 65, 1918, 579. **Haller,** Säuger, AfmA 74, 1909, 368. **Retzius.** Kaninchen, BiolUntersuch 17, 1913, 72. **Becker,** Zungenpapillen, Säuger, JenaZ 43. 1908, 537. **Sonntag,** Tongues of Mammalia, PZS 1921, 1, 277, 497, 741, 757; 1922, 639; 1923, 129. °**Jurisch,** Mensch, Papillae vallatae, ZfAE 66, 1922, 1. **Oppel,** Monotremen etc., Semons Reisewerk 4, 1899, 105. **Kallius,** Mensch, in v. Bardeleben, Handbuch, 13. Lief., 1905. **Hönigschmied,** Säuger, ZfwZ 23, 1873, 414; 29, 1877, 255; 34, 1880, 452; 47, 1888, 190. **Tuckermann,** Säuger, JMorph 4, 1890, 152; 7, 1892, 69. **Arnstein,** Schmeckbecher, Säuger, AfmA 41, 1893, 195.

Lichtwirkungen (nützliche, schädliche) auf Stoffwechsel, Pigment, Wachstum, Gestalt.

Willstätter u. Stoll, Assimilation der Kohlensäure, Berlin, Springer, 1918. **Weigert,** Photochemie, HdN VII, 719. **Schöneberger,** Einfluß des Lichts. Diss. Berlin 1898. **Prat,** Eiweiß (Sammelreferat), BCbl 35, 1915, 571. **Hertel,** lebende Zellen, BCbl 27, 1907, 510. **Pincussen,** Biol. Lichtwirkungen, ErgPhys 19. 1921, 79. **Schleip,** ultraviol. Licht, Ascariseier, AfZ 17, 1923, 289. **Kniep.** Photosynthese, HdN VII, 780. **Stahl,** Biologie des Chlorophylls, Jena, Fischer, 1909. **List,** Mytilus, AfEM 8, 1899, 618. **Cunningham,** Pleuronectes, ZAnz 14, 1891. 27. **Auerbach,** Froscheier, Cbl.f.d.med.Wiss. 8, 1870, 357. **Loeb,** Fundulus, APhys 63, 1896, 273. **Kammerer,** Proteus, AfEM 33, 1912; Natwiss 1920, 28; Salamandra, AfEM 50, 1922, 79. **Kapterew,** Daphnidenauge, BCbl 32, 1912, 233. **Viré,** Faune obscuricole de France, Thèses, Paris 1899. **Flemming,** Salamander. AfmA 48, 1897, 369 u. 690. **Oerum,** Einwirkung auf Blut, APhys 114, 1906, 1. **Schläpfer,** Einwirkung auf Zellen, ibid. S. 301. **Grober u. Sempell,** Zechenpferde, DArchklinMed 129, 1919, 305. **Grober,** Wüstenklima, MünchmedWochschr 1919, 1043. **Blessing,** Polaranämie, DmedWochschr 1897, 251. **Loeb,** Oxydationsvorgänge, APhys 42, 1888, 393. **v. Platen,** Stoffwechsel, 11, 1875, 272. **Graffen-**



berger, Stoffwechsel, 53, 1893, 238. **Quincke,** Eiterzellen, 57, 1894, 123. **Schanz,** Eiweiß, 161, 1915, 384; 164, 1916, 445; 170, 1918, 646. **v. Tappeiner u. Jodlbauer,** Die sensibilisierende Wirkung fluoreszierender Substanzen, Leipzig, Vogel, 1907. **Dreyer,** Sensibilisierung von Geweben, Mitt. Finsens med. Lichtinstitut, H. 7, 1904, 132. **Przibram** u. **Brecher,** Ursachen tier. Farbkleider, AfEM 45, 1919, 83, 199. **Wiener,** Farbenphotographie durch Körperfarben, Annal.d.Phys.u. Chem. 55, 1895, 225; über Farbenphotographie, Leipzig, Barth, 1909. **Schultz,** Schwarzfärbung weißer Haare, AfEM 41, 1915, 535; 42, 1916, 139, 222; Erzeugung von Winterschwarz, 51, 1922, 337. **Sečerov,** Licht, Farbe, Pigmente, VortEM 18, 1913. **Gamble,** light and pigmentformation, Hippolyte, QJmSc 55, 1910. **Kammerer,** Salamandrafarbe und Umgebung, AfEM 36, 1913, 4. **Herbst,** Salamandrafarbe und Umgebung, AbhHeidelbergerAkadWiss(natKl), No. 7, 1919. **Brecher,** Pierispuppe, Einfluß der Umgebung, AfEM 43, 1917, 89; 45, 1919, 273; Vanessa, AfEM 50, 1922, 209; VZBGWien 72, f 1922, 35. **Menzel,** Vanessapuppe, Einfluß der Umgebung, ZJb(Allg) 33, 1913, 235. **Przibram,** Ver-Vanessa, AfEM 50, 1922, 209; VZBGWien 72, f. 1922, 35. **Przibram,** Verpuppung kopfloser Raupen, AfEM 50, 1922, 203. **Dürken,** Pierispuppe, Einfluß der Umgebung, ZfwZ 116, 1916, 587; Wirkung farbigen Lichtes, AfmAEM 99, 1923, 222. **Gaidukov, Oscillaria,** kompl. Umfärbung, Anhang, AbhAkWissBerlin 5, 1902, 927; BerDBotGes 21, 1903, 484, 517; 22, 1904, 23; 24, 1906, 1. **Harder,** Cyanophyceen, chromat. Adaptation, 40, 1922, 26. **Pascher,** rote Organismen, BotArch 3, 1923, 311. **Boresch,** Cyanophyceen, chromat. Adaptation, AfP 44, 1921, 2; Photokatalysen, Natwiss 1922, 505. °**Szilády,** Thermoskopische Farben, Festschr. 2. Ferienhochschulkursus, Hermannstadt 1921, 65 (ZB 1923, 131). **Hallauer,** Absorpt. v. kurzwell. Licht durch die Linse, Klin.Monatsbl.f.Augenhlk. 47, 1909, 721. **Hasselbach,** Absorpt. ultraviolett Strahl. durch Haut, SkandArchf Physiol 25, 1911, 55. **Stübel,** Fluoreszenz im ultraviol. Licht, APhys 142, 1911, 1. **Hess,** Fluoreszenz, Arthropodenauge, APhys 177, 1919, 74. **Miescher,** Pigmentgenese im Auge, AfmA 97, 1923, 326. **Finkler,** Notonecta, künstl. Pigmentierung, AnzAkadWien 1922, No. 86. °**Gabritschewsky,** Puppenfärbung von Pap. machaon, Rev.zool.russe 2, 1922, 98.

Phototropismus, Phototaxis, Lichtsinn augenloser Tiere.

Allgemeines. Loeb, Heliotropismus der Tiere, Würzburg, Hertz, 1890; Tropismen, in Winterstein 4, 1913, 451; Spirographis, APhys 47, 1890, 391; 54, 1893, 81. °Forced movements, tropisms and animal conduct 1918. **Alverdes,** Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der nied. Organismen, Berlin, Springer, 1923. **Erhard,** Loebs Tropismenlehre, Planarien, ZJb(Allg) 39, 1922, 1. **Kühn,** Orientierung der Tiere im Raum, Jena, Fischer, 1919. **Rádl,** Phototropismus der Tiere, Leipzig, Engelmann, 1903. **Jennings,** Verhalten der nied. Organismen, Leipzig, Teubner, 1910. °**Mast,** Light and the behavior of organisms, Newyork, Vileg, 1911. **Kafka,** Tierpsychologie, Leipzig 1914. **v. Hess,** Lichtsinn, in Winterstein 4, 1913, 555. **Nagel,** Lichtsinn augenloser Tiere, Jena, Fischer, 1896. **Franz,** Phototaxis (Schwarm- und Fluchtbewegung), ZJb(Allg) 33, 1913, 259. **v. Buddenbrock,** phototrop. Bewegungen, WissMeeresUntHelgoland 15, 1922, No. 5; Berl.klin.Wochschr. 1921, 923. **Merker,** Lichttod nach Neutralrot, ZAnz 57, 1923, 291.

Protisten. Mast, Amoeba, JexpZ 9, 1910, 285; Stentor 3, 1906, 359. **Engelmann,** Pelomyxa, APhys 19, 1879, 1. **Harrington** and **Leaming,** Amoeba, AmJPhys 3, 1900, 9. **Schaeffer,** Amoeba, BiolBull 32, 1917, 45. **Oltmanns,** Euglena, ZfBot 9, 1917. **Buder,** Flagellaten, JbwissBot 58, 1917, 105. **Bancroft,** Euglena, JexpZ 15, 1913, 383.

Cölenteren. v. Uexküll, Rhizostoma, MittNeapel 14, 1901, 620. **Yerkes,** medusa Gonionema, AmJPhys 9, 1903. **Lehmann,** Medusen, ZJb(Allg) 39, 1923, 321.

Echinodermen. v. Hess, APhys 160, 1914, 1. **Pearse,** Thyone, BiolBull 15, 1908, 259. **Crozier,** Holothuria, ZJb(Allg) 35, 1915, 261. **Jennings,** Asterias, UnivCaliforniaPubl 4, 1907, 53. **Plessner,** Seesterne, ZJb(Allg) 33, 1913, 361. **Cowles,** Echinaster, ZAnz 35, 1910, 193; CarnegiePubl No. 132, 1911, 103. **Mangold,** Z.f.allg.Phys. 9, 1909, 112. **v. Uexküll,** Seeigel, ZBiol 34, 1897, 319; 40, 1900, 447.

Würmer. °**Taliaferro,** Planaria, JexpZ 31, 1920, 59. **Bohn et Drzewina,** Convoluta, CR 171, 1920, 1023. **Walter,** Planaria, JexpZ 5, 1908, 35. **Parker,** and **Burnett,** Planaria, AmJPhys 4, 1901, 373. **Hargitt,** tubicolous annelids, JexpZ 3, 1906, 295; 7, 1909, 155; BiolBull 22, 1912, 67. °**Gee,** leeches, UnivCalif PublZool 11, 1913, 197. **Harper,** Lumbricus, BiolBull 10, 1905, 17. **Smith,** Lumbricus, AmJPhys 6, 1902, 459. **Hesse,** Lumbricus, ZfwZ 61, 1896, 393.



Mollusken. **Willem,** Gastropodes, ABiol 12, 1892, 1, 43, 123. **Franz,** Schnecken, BCbl 39, 1920, 540. **Schmid,** Clausilien, NachrichtsblDMalakGes 1917, 8. **Mitsukuri,** Littorina, AnZoolJap 4, 1901, 1. **Bierens de Haan,** Littorina, BCbl 41, 1921, 395. **Arey and Crozier,** Oncidium, JexpZ 32, 1921, 464; Chiton, AmJPhys 46, 1918, 487; JexpZ 29, 1919, 158; Chromodoris, ibid. S. 261. **Steinach,** Cephalopoden, APhys 87, 1901, 1, 38. **Heliciden,** ZJb(Allg) 37, 1919, 313.

Crustaceen. **Yerkes,** Entomostraca, AmJPhys 3, 1900, 157; 4, 1901, 405. **Davenport and Cannon,** Daphnia, JPhys 21, 1897, 22. **Moore,** Daphnia, JexpZ 13, 1912, 573; Diaptomus, UnivCalifPubl 4, 1912, 185. **Ostwald,** Daphnia, APhys 117, 1907, 384. **v. Hess,** Daphnien, Arch.vergl.Ophthalmol. 4, 1914, 52; APhys 174, 1919, 245; 183, 1920, 146. **Towle,** Cypridopsis, AmJPhys 3, 1900, 345. **Müller,** Tanymastix, BCbl 38, 1918, 257. **Erhard,** Copepoden, ZJb(Allg) 39, 1922, 65. **Groom-Loeb,** Nauplius, BCbl 10, 1891, 160. **Ewald,** Nauplius, JexpZ 13, 1912, 591. **Esterley,** Calanus, JRHydr 4, 1911, 140. **Steuer,** Planktonkunde, Leipzig, Teubner, 1910. **Ruttner,** Plankton unter Eis, JRHydr 2, 1909, 397; Plankton, PlönerBer 12, 1905, 35. **Burckhardt,** Planktonwanderungen, JRHydr 3, 1910, 156. **Woltereck,** Planktonwanderungen, Zool 67, 1913. **Banta,** Asseln, JexpZ 8, 1910, 243. °**Abbot,** landisopods, JexpZ 27, 1918, 193. **Holmes,** Amphipods, BiolBull 2, 1900, 187; AmJPhys 5, 1901, 211. **Cole,** Pycnogonids, BiolBull 2, 1900, 201. **Hadley,** Homarus, AmJPhys 21, 1908, 180. **Bauer,** Mysiden, ZallgPhys 8, 1908, 343. **Keeble and Gamble,** Mysis, Palaemon, Phil TransRSoc 196 B, 1904, 345. **Lyon,** Palaemonetes, BiolBull 12, 1906, 23. **Alverdes,** Gesichtssinn, Daphnia, BCbl 43, 1923, 432.

Tracheaten. **v. Hess,** ZJb(Allg) 33, 1913, 387; Raupen, Tropismen, APhys 177, 1919, 57; Insekten, Krebse, Meerestiere 136, 1910, 282. **Schleip,** Dixippus, ZJb(Allg) 30, 1910, 55. **Schmitt-Auracher,** Raupen, BCbl 43, 1923, 225. **Wodsedalek,** Ephemera, BiolBull 21, 1911, 265. **Holmes,** Ranatra, JcompNeurol 15, 1905; BiolBull 12, 1906, 158. **Parker,** Vanessa, MarkAnniversaryVol 1903, 453. **Cole,** reactions to lightfields of diff. size, PAmAcASc 42, 1906, 335; Limulus, circus movements, PNAc 9, 1923, 95. **Mast,** insects, 8, 1922, 240. **Szymanski,** Blatta, APhys 144, 1912, 132. °**Dolly,** Vanessa, JexpZ 23, 1917, 507; °**Garrey,** light and muscle tonus in insects, JGenPhys 1, 1918, 101. **Deegener,** Raupen, ZfallgPhys 19, 1921, 119. **Santschi,** Ameisen, RevSuisseZol 19, 1911. **v. Buddenbrock,** Lichtkompaßbewegungen, SBHeidelbergAkad(math.-natKl)B 1917, 1; Lichtrückenreflex 1915, 1; ZJb(Allg) 34, 1914, 479. **Hase,** Kleiderlaus, ZfangEntomol 2, 1915, 265; Bettwanze 1, 1917, Beiheft. **Doflein,** Ameisenlöwe, Jena, Fischer, 1916.

Tunicaten, Amphioxus. **Mast,** larvae of ascidians, JexpZ 34, 1921, 149. **Grave,** larvae of ascidians, 30, 1920, 239. **Parker,** Amphioxus, PAmAcASc 43, 1908, 416. **Franz,** Amphioxus, BCbl 1923.

Vertebrata. **Parker,** Ammocoetes, AmJPhys 14, 1905, 413; Rana, 10, 1904, 28. **Payne,** Amblyopsis, BiolBull 13, 1907, 317. **Dubois,** Proteus, Hautlichtempfindlichkeit, CR 110, 1890, 358. °**Pearse,** amphibians, PAmAcSc 45, 1910, 162. **Torelle,** Frosch, AmJPhys 9, 1903, 466. **Laurens,** larvae of amphibians, JexpZ 16, 1914, 195. **Edinger,** Frosch, (Sammelref)ZallgPhys 15, 1913, 25. **Schiche,** Amiurus, ZAnz 49, 1918, 336. **Werner,** Reptilien, Amphibien, BCbl 22, 1902, 737. **Obreshkove,** Rana-tadpoles, JexpZ 34, 1921, 235.

Augen.

Allgemeines. **Beer,** Akkommodation, WienklinWochschr 1898, No. 42; primitive Sehorgane, 1901, No. 11—13. **Hesse,** HdN IX, 1913, 56; Sehen niederer Tiere, Jena, Fischer, 1908; Stäbchen und Zapfen, ZJb, Suppl. VII, 1904, 471. **Carrière, J.,** Sehorgane der Tiere, München 1885. **Pütter,** Organologie des des Auges; Graefe-Saemisch, Hdb. d. Augenheilkde., Teil 1, Kap. X, 1908, Leipzig, Engelmann, 3. Aufl., 1912. **Franz,** Sehorgan, in Oppel, Mikr. Anat. d. Wirbeltiere VII, 1913; ErgAE 24, 1922, 293. **Soemmerring,** De oculorum sectione horizontali commentatio, Goettingae 1818. **v. Hess,** Gesichtssinn: Winterstein, Hdb. d. vergl. Physiol. IV, 1913, 555. **Studnicka,** Sehnerv. d. Wirbelt., JenaZ 31, 1898, 1. **Garten,** Veränderungen der Netzhaut im Licht, in Graefe-Saemisch, Hdb. d. Augenheilkde., Teil 1, Bd. 3, Kap. 12, Anhang. **Demoll,** Sinnesorgane der Arthropoden, Braunschweig, Vieweg, 1917. **Schultze,** Retina, Stäbchen, Zapfen, AfmA 2, 1866, 165 u. 175; 7, 1871, 244. **v. Kries,** Allgemeine Sinnesphysiologie, Leipzig, Vogel, 1923 (behandelt nur den Menschen). **v. Tschermak,** Wie die Tiere sehen, verglichen mit dem Menschen, Vortr. Ver.f.nat.KenntnisseWien 54, 1914, No. 13 (physiologisch).

Protisten. **Wagner,** Euglena, JLinneanSocZool 27, 1899/1900, 163. **Franzé.**



Flagellaten, ZfwZ 56, 1893, 138; ZfEntwlehre 2, 1908, 29. **Engelmann,** Euglena, APhys 29, 1882, 387; Bacterium photometricum 30, 1883, 92. **Schütt,** Peridineen, Plankton-Exped. 4, 1895, 94. **Zimmermann,** Stigma, BeihBotCbl 4, 1894, 161. **Fauré-Fremiet,** Erythropsis, AfProt 35, 1915, 24. **Kofoid** and **Swezy,** The freeliving Dinoflagellata. MemUnivCalifBerkeley 5, 1921.

Coelentera. **Linko,** Medusen (Tiaropsis), Travaux Soc. naturalistes Pétersbourg (Zool) 29, 1900, Livre 4; Hydromedusen, Mém.acad.sci.Pétersbourg (8) 10, 1900, No. 3. **Schewiakoff,** Acalephen, MJb 15, 1889, 21.

Echinodermata. **Pfeffer,** Seesterne, ZJb(Anat) 14, 1901, 523. **Sarasin,** Diadema, Ergeb.Forschung.aufCeylon 1887, I. **Meurer,** Tiefsee-Seesterne. Diss. Bonn 1907. **Hamann,** Histologie d. Echinodermen, Heft 3, 1887, 38.

Plathelminthes. **Hesse,** Plathelminthen, ZfwZ 62, 1897, 527. **v. Graff,** Turbellarien, in Bronn IV, 2205, 2912. **André,** Polystomum, ZfwZ 95, 1910, 203. **Lang,** Polycladen, FFNeapel XI, 1884, 200. **Wacke,** Temnocephala, ZJb Suppl. VI, 1905, 76. **Merton,** Temnocephala, AbhSenckenberg 35, 1913, 1. **Bürger,** Nemertinen, in Bronn, IV. Suppl., 1898, 168. **Böhmig,** Stichostemma, ZfwZ 64, 1898, 533. **Schröder,** Geonemertes, Abh.Senckenberg 35, 1916, 153.

Nemathelminthes. **Montgomery,** Paragordius, ZJb(Anat) 18, 1903, 428. **Rauther,** Gordius, JenaZ 40, 1905, 25. **De Man,** Nematoden der niederländ. Fauna, Leyden 1884. **Bütschli,** Nematoden, NALeop 36, 1873. **Micoletzky,** Erdnematoden, AfN 87, 1921, 1.

Chätopoden. **Hesse,** Naiden, ZfwZ 72, 1902, 566; Polychäts, 65, 1899, 446; Lumbriciden, 61, 1896, 393. **Demoll,** Alciopa, ZJb(Anat) 27, 1909, 651; Akkommodation, APhys 176, 1919, 113. **Andrews,** Polychaets, JMorph 5, 1891; 7, 1892. **Albert,** Haplosyllis, MittNeapel 7, 1886, 1. **Kronfeld,** Spinther, ZAnz 45, 1915, 516. **Meyer,** Polyophthalmus, AfmA 21, 1882, 769. **Schröder,** Eunice viridis, ZfwZ 79, 1905, 132. **Béraneck,** Alciopa (Ontogenie), RevSuisse Zool 1, 1893, 65. **Hess,** Alciopa (Akkommodation), APhys 172, 1918, 449.

Gephyreen, **Shipley,** Phymosoma, QJmSc 31, 1890, 1.

Hirudineen. **Hesse,** ZfwZ 62, 1897, 671. **v. Apathy,** MittNeapel 8, 1888, 211; 12, 1897, 659; ZoolCongrBerlin 1901, 707. **Hachlov,** ZJb(Anat) 30, 1910, 262. **Maier,** ZJb(Anat) 5, 1892, 552. **Selensky,** Crangonobdella, ZJb(Syst) 46, 1923, 398.

Chaetognatha. **Hesse,** ZfwZ 72, 1902, 572.

Gastropoda. **Hesse,** ZfwZ 72, 1902, 576; VZG 1902, 121. **Pelseneer,** AnnSoc.belg.microscop. 16, 1891, 59. **Willem,** ABiol 12, 1892, 1, 43, 123. **Frank,** Trochus, JenaZ 51, 1914, 377. **Thiem,** Docoglossen, JenaZ 54, 1917, 333, 405. **Smallwood,** Polycerella, PAmAcASc 47, 1912, 609. **Hilger,** MJb 10, 1885, 351. **Bäcker,** Helix, Arb.Wien 14, 1903, 259. **Wille,** Stenogyra, JenaZ 53, 1915, 717. **Beck,** Buliminus, JenaZ 48, 1912, 187. **Hesse,** Heteropoden, ZfwZ 68, 1900, 415. **Hess-Gerwerzhagen,** Heteropoden (Akkommodation), Arch.vergl. Ophthal. 4, 300. **Stantschinski,** Oncidien, ZfwZ 90, 1908, 137. **Plate,** Oncidien, ZJb(Anat) 7, 1893, 93. **Semper,** Oncidien, Philippinen, Teil 2, Bd. 3, Ergänzungsheft. **Hirasaka,** Oncidium, AnZoolJap 10, 1922, 171. **Franz,** Lichtsinn, BCbl 39, 1919, 540. **König,** Arion, Augenregeneration, AfmA 86, 1915, 293. **Plate,** Chitonen, ZJb Suppl. 4, 1898, 193, 225; 5, 1901, 165, 170, 502. **Arey** and **Crozier,** Chiton, JexperZ 19, 1919, 158. **Nowikoff,** Chitonen, ZfwZ 88, 1907, 153; 93, 1909, 668. **Yung,** Blindheit von Helix pomatia, ArchSc.phys.nat.Genève 118, 1913 und Arch. de Psychologie 11, 1911, 305.

Lamellibranchier. **Pelseneer,** Mytiliden, ABiol 16, 1899, 97; Avicula, Anomia etc., BullAcadBelge 1908, 733. **List,** Mytilus, FFNeapel 27, 1902, 215. **Hesse,** ZfwZ 68, 1900, 380. **Küpfer,** Sehorgane von Pecten, Jena, G. Fischer, 1916. **Weber,** Cardium, ArbWien 17, 1907, 187. **Dakin,** Pecten, QJmSc 55, 1910, 49.

Cephalopoden. **Hensen,** Nautilus u. a., ZfwZ 15, 1865, 203. **Haller,** Nautilus, Semon Reise 5, 189. **Willey,** Nautilus, Reisewerk 6, 1902, 793. **Merton,** Nautilus, ZfwZ 79, 1905, 325. **Chun,** Valdivia 18, 1915; VZG 1903, 82. **Beer,** Akkommodation, APhys 67, 1897, 541. **v. Hess,** Akkommodation, Arch.f. Aughkde 64, Suppl., 1909, 125; Winterstein 4, 829; Sehpurpur, Cbl.f.Phys. 16, 1903, 91. **Bauer,** Physiologie. MittNeapel 19, 1909, 201. **Schöbl,** Augengefäße, AfmA 15, 1878, 215. **Hesse,** Retina, ZfwZ 68, 1900, 456. **Kopsch,** Ganglion opticum, JMAPh(Anat) 16, 1899. **Faussek,** Weißer Körper, Mém.Acad.Pétersbourg (7) 41, 1893, No. 9.

Amphioxus, Rückenmarksaugen. **Hesse,** ZfwZ 63, 1898, 456. **Kohl,** ZAnz 13, 1890, 182. **Joseph,** VAG 18, 1904, 16. **Hess,** APhys 136, 1910, 316. **Franz,** Infundibularorgane, JenaZ 59, 1923, 309, 494.

Salpen. **Redikorzew,** MJb 34, 1906, 204. **Göppert,** MJb 19, 1892, 250. **Metcalf,** ZAnz 16, 1893, 6; in Brook's The Genus Salpa, Baltimore, 1893, 307.



Pyrosomen. **Seeliger** in Bronn 3, Suppl., Tunicata, Abt. 2, 1913, 57.

Ascidien. **Seeliger** in Bronn 3, Suppl. Tunicata, 797. **Froriep,** VAG 1906, 145. **Grave,** Ammaroucium, JMorph 36, 1922, 71.

Krebse. Medianaugen, Frontalorgane. **Leder,** Poutella, Copepoden, ZAnz 44, 1914, 105. **Giesbrecht,** Asterocheriden, FFNeapel 25, 1899, 185. **Parker,** Crustacea, BullHarvard 21, 1891, 45. **Moroff,** Artemia, ZAnz 40, 1912, 11. **Nowikoff,** Branchipus, ZfwZ 79, 1905, 432; Ostracoden, 91, 1908, 81; Limnadia, 78, 1905, 586; Artemia, 81, 1906, 691. **Claus,** Medianauge, ArbWien 9, 1891, 225; Miracia, S. 267; 6, 1886. **Schreiber,** Ostracoden, ZJb(Anat) 43, 1922, 485. **Lüders,** Gigantocypris, ZfwZ 92, 1909, 119. **Müller,** Ostracoden, FFNeapel 21, 1894, 166. **Wenke,** Apus, ZfwZ 91, 1908, 236. **Grenacher,** Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879. Copepoden S. 62. **Steuer,** Corycäiden, ZJb(Anat) 11, 1898, 1. **Zavadsky,** Frontalorg. d. Amphipoden, ZAnz 45, 1915, 65. **Esterly,** Eucalanus, BullHarvard 53, 1908, 3. **Hesse,** ZfwZ 70, 1901, 349. **Bumpus,** Malacostraca, ZAnz 17, 1894, 176.

Komplexaugen, s. unter Medianauge bei **Nowikoff** 1905, **Wenke** 1908, **Grenacher** 1879, **Carrière** 1885, **Lüders** 1909, **Hesse** 1901, **Parker** 1891. **Miltz,** Polyphemiden, Zool 28, 1899. **Tschugunoff,** Leptodora, BCbl 33, 1913, 351. **Gerschler,** Leptodora, Arch.f.Hydrobiol. 7, 1911. **Claus,** Branchipus, Artemia, ArbWien 6, 1886, 307. **Howland,** Branchipus, JexpZ 11, 1911, 143. **Demoll,** Squilla, ZJb(Anat) 27, 1909, 171. **Strauss,** Gammariden, Valdiva 20, 1909, 1. **Woltereck,** Thaumatops, ZAnz 27, 1904, 556. **Vejdovsky,** Bathyonyx, SBböhm. Ges.Wiss.mat.-nat.Kl., 1905, No. 28. **Claus,** Nebalia, ArbWien 8, 1888, 65. **Chun,** Schizopoden, Sergestes, Zool 19, 1895, 213. **Bernhards,** Astacus, ZfwZ 116, 1916, 650. **Trojan,** Palaemon, Denkschr.Akad.Wien(mat.-nat.Kl.) 88, 1913. **Doflein,** Brachyuren, Valdivia 6, 1904, 141; BCbl 23, 1903, 570. **Parker,** Astacus, MittNeapel 12, 1897, 1; Homarus, Ontog., BullHarvard 1890. **Moroff,** Ontogenie des Facettenauges, ZJb(Anat) 34, 1912, 482. **Day,** Pigmentmigration, crayfish, BullHarvard 53, 1911, 305. **Mossler,** Palaemon, Pigmentwanderung, Denkschr. Akad.Wien(mat.-nat.Kl) 91, 1915, 579. **Dohrn,** Tiefseemacruren, Diss. Marburg, 1908. **v. Dobkiewicz,** Tiefseegalatheiden, ZfwZ 99, 1912, 688. **Dembowski,** Ocypoda, ZJb(Anat) 26, 1913, 513. **Scheuring,** Gebia, Callianassa, Rückbildung, ZJb(Anat) 44, 1922, 389. **Babic,** Atyiden, Rückbildg., Glasnik.d.Kroat.nat.Ges.Zagreb 34, 1922. **Demoll,** Limulus, ZJb(Anat) 38, 1914, 443. **Harms,** Munidopsis, ZAnz 52, 1921, 101.

Physiologie des Facettenauges. **Müller, Joh.,** Zur vergl. Phys. des Gesichtssinnes des Menschen u. der Tiere, Leipzig 1826. **Gottsche,** AfAPh 1852. **Exner,** Sehen von Bewegungen, SBAkadWien Abt. III, 72, 1875, 156; Insektenauge, 98, 1889, 13, 143; Die Physiol. der Facettenaugen, Leipzig 1891. **Demoll,** ErgZ 2, 1910, 431; Sinnesorg. d. Arthrop., Braunschweig, Vieweg, 1917. **Szczawinska,** Pigmentwanderung bei Krebsen, Spinnen, ABiol 10, 1890, 523. **Best,** Sehleistungen, AfAughlk 68, 1911, 221. **Kapterew,** Einfluß der Dunkelheit, Daphnienauge, BCbl 32, 1912, 233. **v. Hess,** Sehen mit Facettenaugen, APhys 177, 1919, 82.

Peripatus. **Balfour,** QJmSc 1883, 23. **Carrière,** Sehorgane, München 1885, 5, 121. **v. Kennel,** Ontogenie, ArbWürzburg 8, 1888, 32. **Dakin,** QJmSc 65, 1921, 163.

Myriopoda. **Rosenstadt,** Scutigera, ZAnz 19, 1896, 369. **Adensamer,** Scutigera, VZBGWien 43, 1893. **Hemenway,** Scutigera, BiolBull 1, 1900, 205. **Willem,** Lithobius, CR 113, 1891. **Hesse,** ZfwZ 70, 1901, 353. **Demoll,** Sinnesorgane etc., 1917, 97. **Grenacher,** AfmA 18, 1880, 415. **Heymons,** Scolopendra, Zool 33, 1901, 150. **Plateau,** Vision des Arthropodes, BullAcadBelge (3) 14, 1887, 420. **Fuhrmann,** Polydesmus, fingerf. Organ, ZfwZ 119, 1921, 41, 46.

Arachnoiden. **Grenacher** l. c. 1879, 39. **Versluys u. Demoll,** Limulusproblem, ErgZ 5, 1922, 221. **Scheuring,** Skorpione, Pedipalpen, Solifugen, Pseudoskorpione, ZJb(Anat) 33, 1913, 553; Phalangiden, Araneen, 37, 1914, 1. **Police,** Skorpione, 25, 1908, 1. **Hesse,** ZfwZ 70, 1901, 440. **Bertkau,** AfmA 27, 1886, 589. **Brauer,** Skorpion, Ontog., ZfwZ 59, 1895, 421. **Hentschel,** ZJb(Anat) 12, 1899, 509. **Kishinouye,** Ontog. Journ. College Sci. imp. Univ. Japan 4, 1891, 55. **Locy,** Agelena, Ontog., BullHarvard 12, 1886, 63. **Mark,** ibid. 13, 1887, 49. **Parker,** BullHarvard 13, 1887, 173. **Demoll,** Sinnesorgane, 1917, 101. **Lang,** Hydrachniden, ZJb(Anat) 21, 1905, 453. **Widmann,** Araneen, ZfwZ 90, 1908, 258; ZAnz 31, 1907, 755. **Purcell,** Phalangiden, ZfwZ 58, 1894, 1. **Plateau,** Araneen l. c. 1887, 545. **Simon et Fage,** Araneae des grottes d'Afrique (augenlose Gattung Blanioonops), AZexpér 60, 1922, 523. **Petrunkevitsch,** Dugesiella, ZJb(Syst) 31, 1911, 355. **Demoll,** Limulus, ZJb(Anat) 38, 1914, 443. **Sokolow,** Pantopoden, ZfwZ 98, 1911, 339. **Wirén,** Pantopoden, Zool.Bitrag 6, 1918, 112.

Ocellen der Insekten. Hesse, ZfwZ 70, 1901, 362, 393, **Link,** Neuropteren, Lepidopteren. ZJb(Anat) 27, 1909, 213; hemimetabole Insekten, S. 281. **Grenacher** l. c. 1879, 57. **Deegener** in Hdb. d. Entomol. 1913, 179. **Melin,** Swedish Asilids, Zool. Bidrag från Uppsala, 8, 1923, 104. **Günther,** Dytiscus, ZfwZ 100, 1912, 60. **Caesar,** Ameisen, ZJb(Anat) 35, 1913, 161. **Seiler,** Ephemera, ZJb(Anat) 22, 1906, 1. **Pankrath,** Raupen, Phryganeen, ZfwZ 49, 1890, 690. **Strohm,** Xenos, ZAnz 36, 1910, 156. **Demoll u. Scheuring,** Bedeutung der Ocellen, ZJb(Allg) 31, 1912, 519. **v. Hess,** Bedeutung der Ocellen, AfPhys 181, 1920, 1.

Facettenaugen der Insekten. Grenacher l. c. 1879, 73. **Hesse,** ZfwZ 70, 1901, 410. **Deegener** l. c. 1913, 199. **Jörschke,** Orthopteren, Termiten, ZfwZ 111, 1914, 153. **Zimmermann,** Libellen, Phasmiden, Mantiden, ZJb(Anat) 37, 1914, 1. **Bedau,** Wasserwanzen, ZfwZ 97, 1911, 417. **Dietrich,** Dipteren, 92, 1909, 465. **Zimmer,** Ephemeriden, 63, 1897, 236. **Johnas,** Lepidopteren, 97, 1911, 218. **Kirchhoffer,** Käfer, ABiont 2, 1908, 237; Dermestes (Ontogenie), AfN 76, 1910, I. **Geyer,** Hymenopteren, ZAnz 39, 1912, 375. **Philipps,** Honeybee, PAmAcnatSc 57, 1905. **Rádl,** Doppelaugen, ZfwZ 67, 1900, 562. **Johansen,** Vanessa (Ontogenie), ZJb(Anat) 6, 1893, 445. **Günther,** Dytiscus, ZfwZ 100, 1912, 104. **Priessner,** Cloeon (Ontogenie), ZJb(Anat) 39, 1916, 485. **Kellog,** Doppelauge, ZAnz 21, 1898, 280. **Leinemann,** Facettenzahl, Diss. München 1905. **Melin,** Swedish Asilids, Zool. Bitrag från Uppsala, 8, 1923, 89. **Eggers,** Diopsidae, stalked eyes. Zool. Exped. 1914 to East Africa by Dogiel, 1, No. 7, **Ast,** Neuropteren, ZJb(Anat) 41, 1919, 411.

Pigmentwanderung. Demoll, APhys 129, 1909, 461; ZJb(Allg) 30, 1911, 169. **v. Frisch,** BCbl 28, 1908, 662, 698. **Stefanowska,** Rec.Zool.Suisse 5, 1892.

Farbensehen (inkl. Fische, Vögel).

Ewald, Daphnien, Z.f.Sinnesphys. 48, 1914, 285. **v. Frisch u. Kupelwieser,** Daphnia, BCbl 33, 1913, 517. **Fröhlich,** Cephalopoden, DmedWochschr 39 II, 1913, 1453; ZfSinnesphys 48, 1913. **v. Frisch,** Biene, Fische, VZG 1914, 50; Natwiss 1923, 470; ZJb(Allg) 35, 1914, 1; BCbl 39, 1919, 122. **v. Hess,** Biene, ZJb(Allg) 34, 1913, 81; Biene etc., APhys 170, 1918, 337; 136, 1910, 282; Natwiss 1920, 927; Vögel etc., APhys 166, 1917, 381; ArchAughlkde 57, 1907, 317. **Hahn,** Vögel, ZfwZ 116, 1916, 1. **Armbruster,** Wespen, NatWochschr 21, 1922, 419. **v. Dobkiewicz,** Biene, BCbl 32, 1912, 664. **Kühn u. Pohl,** Biene, Natwiss 1921, 738. **Dahl,** Meerkatze, ZJb(Syst) 25, 1907, 329.

Augen der Wirbeltiere.

Cyclostomen. Kohl, Rudiment. Wirbeltieraugen, Zool 13, 1892. **Retzius,** Myxine, BiolUntersuch 5, 1893, 64. **Krause,** Retina, JMAPh 3, 1886. **Studnicka,** Ammocoetes, AAnz 41, 1912, 561. **Mozejko,** Cyclostomenauge primitiv, AAnz 42, 1912, 612. **Dücker,** Cyclostomen, JenaZ (im Druck). **Stockard,** Bdellostoma, AmJA 6, 1907, 511. **Plate,** Geotria, Macrophthalmia, ZJb, Suppl., 5, 1902, 651. **Allen,** Bdellostoma, AAnz 26, 1905, 209. **Worthington,** Bdellostoma, AmNat 39, 1905, 649.

Selachier. Franz, JenaZ 40, 1905, 697; 41, 1906, 429. **Rabl,** Linse, ZfwZ 63, 1898, 496. **Hess,** Ciliarring, ZJb. Suppl., 15 III, 1912, 168.

Teleosteer und Ganoiden. Matthiessen, Linse, APhys 21, 1880, 287. **Ziegenhagen,** Diss. Berlin 1895. **Deichsel,** Diss. Breslau 1908. **Virchow,** Beitr. z. vergl. Anat. des Auges, Habilitschr. Berlin, A. Hirschwald, 1882. **Beer,** Akkommodation, APhys 58, 1894. **v. Sicherer,** Refraktion, Arch.vergl.Ophthal. 1, 481. **Lyon,** Compensatory motions, AmJPhys 4, 1901, 75. **Mayhoff,** Chiasma, Pleuronectiden, ZAnz 39, 1912, 78. **Parker,** Chiasma, BiolBull 2, 1901, 335; Flattishes, BullHarvard 40, 1903, 219. **Aichel,** Retina, Diss. Erlangen 1896.

Periophthalmus: Volz, ZJb(Anat) 22, 1906, 331. **Franz,** in Doflein, Beitr. z. Nat.gesch. Ostasiens, 1910. **Baumeister,** ZJb(Anat) 35, 1913, 341. **Weve,** Arch.f.vergl.Ophthal. 2. **Carstens,** JenaZ 59, 1923, 117 (Fauna ceylanica 2, No. 3). **Hess,** ZJb, Suppl. 15, Bd. 3, 1912, 173.

Berger, MorphJb 8, 1883, 97. **Harms,** Grundfische, ZAnz 44, 1914 35. **Thilo,** Augenstellung, Schollen, ZAnz 51, 1920, 119. **Grynfelt,** Irismuskeln, Bibliographie anat. 20, 265; Tenseur de la choroide, Arch. d'Anat. microscop. 12, 475. **Klinkowström,** Anableps, Skand.Arch.Physiol. 5, 1895, 67. **Schneider-v. Orelli,** Anableps, Mitt.nat.Ges. Bern 1907. **Eigenmann,** Höhlenfische (Amblyopsis), AfEM 8, 1899, 545; Mark Anniversary Volume 1903, 166; Cave vertebrates, Washington 1909; Trogloglanis, ProcAmPhilosSoc 58, 1919, 397. **Ritter,** Typhlogobius, BullHarvard 24, 1893. **Cox,** Cave fishes, Appendix to Rep. of Fisheries for 1904, 377. **Brauer,** Tiefseefische, Valdivia 15, II, 1908.



Leydig, Polypterus, **ZfwZ 5,** 1854, 65. **Schieferdecker,** Retina, **AfmA** 28, 1866, 305. **Payne,** Amblyopsis, BiolBull 13, 1907, **317. Franz,** Teleskopauge, BCbl 27, 1907, 271; Mormyriden, ZJb(Anat) 42, 1920, **91. Scheuring,** Augen u. Nahrungserwerb, ZJb(Allg) 38, 1920, 113. **Cognetti de Martiis,** Nervo ottico, Cobitis, Atti Soc. ital. Sc. nat. 62, 1923, 129.

Dipnoer. Hosch, Protopterus, AfmA 64, 1904, 99. **Grynfelt,** Protopterus, BullAcadMontpellier 1911.

Amphibien. Gaupp, Anatomie des Frosches, Bd. 3, 2. Aufl., Braunschweig, Vieweg, 1904, 762. **Tretjakoff,** Urodelen, AAnz 28, 1906, 25; Frosch, ZfwZ 80, 1906, 327; Kröte 105, 1913, 537; Appendices pupillaires, Rev. zool. Russe 2, 1918, 172. **Lauber,** Cryptobranchus, AH 20, 1902, 1. **Kohl,** Proteus, Siphonops, Zool 13, 1892, 66 u. 100. **Kammerer,** Proteus, AfEM 33, 1912, 350; APhys 153, 1913, 430. **Hess,** Proteus, Arch.Ophthalm. 35, 1889. **Sardemann,** Tränendrüse, ZAnz 7, 1884, 569. **Piersol,** Hardersche Drüse, AfmA 29, 1887, 594. **Fritz,** Chiasma, JenaZ 33, 1900, 191. **Hanke,** Cöcilier, Arch.vergl.Ophth. 3, 1913, 330. **Werner,** Sehvermögen, BCbl 22, 1902, 745. **Moroff,** Anuren, Stäbchen, Zapfen, AAnz 55, 1922, 316. **Harms,** Amphibienlarven, Brille, ZAnz 56, 1923, 136. **Okajima,** Onychodactylus, ZfwZ 94, 1910, 204. **Engelhardt,** Ichthyophis, JenaZ 1924 (z. Z. im Druck).

Reptilien. Peters, Augendrüsen, AfmA 36, 1890, 192. **Leydig,** Deutsche Saurier, Tübingen 1872; Kopfdrüsen d. Ophidier, AfmA 9, 1873, 598. **Hoffmann,** in Bronns Kl. u. Ord. 1890, 789, 1491. **Müller, H.,** Chamäleon, in H. Müller, Gesammelte Schriften I, 1872, 144, hersg. v. Becker, Leipzig, Engelmann. **Hoffmann,** Tränenwege, ZfNatwiss 55, 1882, 375. **Weber,** Nebenorgane, AfN 43, I, 1877, 261. **Kohl,** Typhlops, Zool 13, 1892, I 117, III 231. **Osawa,** Hatteria, AfmA 52, 1898, 268. **Bage,** Retina, Hatteria, QJmSc 57, 1912, 305. **Laurens** and **Detwiler,** Retina, Alligator, JeperZ 32, 1921, 207; °Phrynosoma, Retina, Jcomp Neur 32, 1920, 347. **Kopsch,** Iris, Corpus ciliare, Berlin, Diss 1892. **Mulsow,** Typhlops, BiolBull 5, 1903, 261. **Payne,** Amphisbaena, BiolBull 11, 1906, 60. **Gross,** Chiasma, ZJb(Anat) 17, 1903, 763. **Fritzberg,** Akkommodation, Arch. vergl. Ophth. 3, 1913, 292. **Rabl,** Linse, ZfwZ 65, 1899, 257. **Hanke,** Blanus, Arch. vergl. Ophth. 3, 1913, 324. **Werner,** Sehvermögen, BCbl 22, 1902, 741.

Vögel, Franz, ZJb(Anat) 28, 1909, 73; Eulen- und Teleskopauge, BCbl 27, 1907, 271, 341. **Fritsch,** Area, AfmA 78, 1911, 245. **v. Husen,** Pecten, ZJb(Anat) 36, 1913, 215. **Ischreyt,** Enten, Urinator, Arch.vergl.Ophth. 3, 1912/13, 39, 369, 380; 4, 1914, 162. **Gadow,** in Bronns Kl. u. Ord. 1891, 423. **Giebel,** Scleralring, Pecten, Hardersche Drüse, ZfNatwiss 9, 1857, 388. **Wychgram,** Lig. pectinatum, Arch.vergl.Ophth. 3, 1912, 22. **Hess,** Ciliarspalte, ZJb, Suppl., 15, 3, 1912, 155. **Rochon-Duvigneaud,** Double fovea des Rapaces, CR 169, 1919, 43. **Müller, H.,** Akkommodationsapparat, Ges.Schr. I, 1872, 180. **Slonaker,** Akkommodation, AmJOphthal. 3, 1920, 798. **Leplat,** Corpus cil. Iris, ABiol 27, 1912, 403. **Riehl,** Augenlid, JMAPh 25, 1908, 181. **Hoffmann,** Tränenwege, ZfNatwiss 55, 1882, 375. **Bartels** und **Dennler,** Uhu, Augenmuskeln, ZAnz 52, 1920, 49. **Hahn,** Zapfenölkugeln, ZfwZ 116, 1916, 22. **Beer,** Akkommodation, APhys. 53, 1892. **Canfield,** Akkommodationsapparat, AfmA 28, 1886, 121. **Heine,** Akkommodation, Arch.Ophth. 45, 1898, 469. **Slonaker,** Sparrow, development, JMorph 31, 1918, 351. **Henning,** Rote Oelkugeln der Retina, APhys 178, 1921, 91.

Säuger. Seidel, Intraocul. Saftströmungen, Mensch, Arch.f.Ophthal. 101, 1920, 383. **Franz,** Arch.f.vergl.Ophth. 2, 1911, 180; Orycteropus, DenkschrJena 15, 1909, 401. **Tretjakoff,** Rentier, JMAPh 29, 1912, 150. **Zietzschmann,** Traubenkörner, AfmA 65, 1905, 611. **Dostoiewsky,** Corp. cil. u. Iris, AfmA 28, 1886, 91. **Hotta,** Anthropoiden, Arch.Ophth. 62, 1906, 250. **Siven,** Stäbchen als Farbenpercept. Organe, AfAughlk 71, 1912, 157. **Fukala,** Brückescher Muskel, AfAughlk 36, 1898, 65. **Schildwächter,** Ciliarmuskel, Diss. med. vet. Leipzig 1911. **ten Doesschate,** Wale, Retina, AAnz 51, 1918, 200. **Pütter,** Wassersäuger, ZJb(Anat) 17, 1903, 99. **Virchow,** Corpus ciliare, MJb 11, 1886, 437. **Rawitz,** Phocaena, JMAPh 22, 1905, 265. **Steinitz,** Buckelwal, JenaZ 56, 1920, 119. **Müller, H.,** Retina, Ciliarkörper, Ges.Schr. I, 1872, 52, 167. **Lindsay-Johnson,** Augenhintergrund, Pupille, SBGesnatFr 1909, 249 und Phil.Trans.R.Soc. B, 194, 1901. **Kolmer,** Pteropus, ZfwZ 97, 1911, 91; AAnz 40, 1912, 626. **Fritsch,** Pteropus, ZfwZ 98, 1911, 288. **Rabl,** Linse, ZfwZ 67, 1900, 1. **Virchow,** Hornhaut, Lider, Graefe-Saemisch, Handb.d.Aughlkd. 2. Aufl., I, 1, 1910. **Nussbaum,** Entwicklung, ibid. II, 1, 1912. **Terrien,** Rétine ciliaire, Thèse, Paris 1898. **Fritz,** Membrana Descemetii und Ligamentum pectinatum, SBAkadWien(mat.-nat Kl) 115, Abtlg. 3, 1906, 485. **Chievitz,** Area centralis, Arch.f.Anat.(anat.Abt.) 1891, 34. **Schaaff,** Glaskörper, Arch.f.Ophth. 67, 1908, 58. **Wolfrum,** Glaskörper, 65,



1907, 220; 67. 1908, 370. **Retzius,** Glaskörper, Biol.Untersuch. 6. 1894, 67; 19, 1922, 34. **v. Szily,** Glaskörper, AH 35, 1908, 649; vergl. Entw.gesch. Papilla n. opt., Arch.f.Ophth. 108, 1922, 3. **Baurmann,** Glaskörper, Arch.f.Ophth. 111 1923, 352. **Fracassi,** Glaskörper, ibid. S. 219. **Raselli,** Irismuskeln, ibid. S. 309. **Smith,** access. organs, horse, JAnat 56, 1922, 366. **Franz,** Augendrüsen. NatWochschr 34, 1919, 649. **Addison** and **How,** Development of eyelids of rat, AmJA 29, 1922, 1. **Eggeling,** Lider, JenaZ 39, 1905, 1; VAG 1904, 163. **Hornickel,** Tränendrüse, Diss. med. Gießen 1905. **Lichal,** Tränengang, Haussäuger. AAnz 48, 1915, 296, 341. **Masugi,** Tränendr. d. Japaner, ZMorph 15, 1912, 247. **Bogendörfer,** Tränengang, Diss Würzburg 1919. **Lor,** Glandes de l'orbite (lapin). J. de l'anat. 38, 1898, 463. **Peters,** Hardersche Drüse, AfmA 36, 1890, 192. **Klee,** Meibomsche Drüsen, AfmA 95, 1921, 65. **Lutz,** Drüsen der Nickhaut, DissGießen 1898. **Loewenthal,** Augendrüsen, AfmA 79, 1912; AAnz 7, 1892. 48, 546; 49, 1917, 13; Bibliographie anat. 18 u. 19; Glandes de l'orbite, Genève. Georg, 1916. **Wendt,** Hardersche Drüse, DissStraßburg 1877. **Hurst,** lacrymal gland, hedgehog, JAnat 54, 1921, 49. **Sundwall,** lacrymal gland, AmJAnat 20, 1916, 147. **Corning,** Augenmuskeln, MJb 29, 1902, 94. **Göppert,** Obliquus sup., Monotremen, MJb 21, 1894, 278. **Fleischer,** Retractor, AAnz 30, 1907, 465. **Kohl,** Rud. Wirbeltieraugen II, III, Talpa, Zool. 14, 1893, 1895. **Hess,** Talpa, Arch.f.Ophth. 35, 1889, 1. **Broman,** Lidspaltleiste, SBAkadHeidelberg, mathKl, B, 1919, No. 7. **Kazzander,** Maulwurfslider, AAnz 54, 1921, 440. **Sweet,** Notoryctes, Chrysochloris, QJmSc 50, 1906; 53, 1909, 327. **Slonaker,** Squalops aquaticus, JcompNeur 12, 1902.

Phyletische Entstehung des Wirbeltierauges. Boveri, ZJb, Suppl. VII. 1904, 409. **Parker,** AmNat 42, 1908, 601. **Jelgersma,** MJb 35, 1906, 377. **Lubosch,** MJb 39, 1909, 149. **Froriep,** VAG 1906, 145. **Studnicka,** ZJb(Anat) 40, 1918, 1. **Buxton,** Arch.f.vergl.Ophth. 2, 1912, 405. **Tretjakoff,** ZfwZ 105, 1913, 561. **Schimkewitsch,** J. russe de Zool. 1, 1916, 949. **Balfour,** Treatise on Embryologie 2, 1881, 419.

Ontogenie des Wirbeltierauges. Spemann, ZJb(Allg) 32, 1912, 1. **Bach-Seefelder,** Atlas z. Entwgesch. d. menschl. Auges, Leipzig, Engelmann, 1914. **Fischel,** Normale u. abnorme Entw., AfEM 49, 1921, 383. **Leplat,** Localisation des prémières ebauches oculaires, ABiol 30, 1919, 231. **Slonaker,** Eye-development of sparrow, JMorph 35, 1921, 263. **Jokl,** Bilat. Symmetrie, Urodelen, AAnz 51, 1918, 209; Anuren, AH 59, 1920, 211. **v. Szily,** Deutung der Zusammenhänge, 1. Becherspalte, Arch.f.Ophth. 106, 1921, 195; Papilla nervi optici, D.med.Wochschr. 48, 1922, 408. **Froriep,** in O. Hertwig, Ontog. d. Wirbeltiere II, 2, Jena 1906, 139. **v. Ubisch,** Harmonie der Ontog., Natwiss 1922, No. 12. **Fischel,** Entw.mech. der Linse, AfEM 43, 1921, 383.

Parietalorgane.

Holmgren, Petromyzon, ZAnz 50, 1919, 91; Rana, ArkZ 11, 1917/18, No. 24; Squalus, No. 23. **Tretjakoff,** Petromyzon, ZfwZ 113, 1915, 1. **Dendy,** Geotria, QJmSc 51, 1907, 1; Sphenodon, 42, 1899, 111. **Owsjannikow,** Petromyzon, Mém. Acad. Pétersbourg (7) 36, 1888. **Leydig,** Amphibien, Reptilien, Abh.Senckenberg 16, 1891; 19, 1896. **Spencer,** Lacertidae, QJmSc 27, 1886, 165. **Nowikoff,** Lacerta, Anguis, BCbl 27, 1907, 364, 405. **Schmidt,** Saurier, AAnz 32, 1908, 137; ZfwZ 92, 1909, 359. **Melchers,** Platydactylus, ZfwZ 67, 1900, 139. **Cognetti de Martiis,** Iguanidi, Atti R. Accad. Torino 57, 1922, 478. **Cameron,** Amphibien, AAnz 23, 1903, 394. **Klinckowström,** Vögel, ZJb(Anat) 5, 1892, 177; 7, 1894, 249. **Locy,** Squalus, AAnz 9, 1894, 169. **Studnicka,** Parietalorgane, in Oppel, Lehrb. mikr. Anat., Jena, Fischer, 5, 1905. **v. Frisch,** Pigmentzellen der Fischhaut, APhys 138, 1911, 319. **Funkquist,** Vögel, Säuger, AAnz 42, 1912, 111.

Phylogenie der Sinnesorgane.

Haeckel, Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae), JenaZ 1, 1864, 435; 2, 1866, 129. Ursprung und Entwicklung der Sinnesorgane, Pop. Vortr., Heft 2, Bonn 1879, 121. **Nagel,** Geruchs- und Geschmackssinn, Zool 18, 1894. **Eimer,** Entstehung der Arten, 1, 1888, 354, Jena, Fischer. **Wundt,** Physiol. Psychologie, 6. Aufl., 1, 1908, 508, Leipzig, Engelmann. **Schneider,** Einführung in die Deszendenztheorie, 2. Aufl. 1911, Jena, Fischer. **v. Nägeli,** Mechanisch-physiol. Theorie der Abstammungslehre, München, Oldenbourg, 1884. **Darwin,** Origin of species, Ausgabe 1897, 135; Variieren II, 253, 1899, übersetzt von Carus. **Darwin, Fr.,** Ch. Darwin, übersetzt von Carus, Stuttgart 1893, 238. **Lang,** Aufbau des Metazoenkörpers, Handb. d. Morph. 2, 1912, 143. **Plate,** Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, 4. Aufl., 1913, Leipzig, Engelmann. **Pauly,** Darwinismus und Lamarckismus, München, Reinhardt, 1905.



Vererbung erworbener Eigenschaften (nur einige neuere Schriften).

Plate, Vererbungslehre, Leipzig, Engelmann, 1913 (vergriffen, neue Aufl. in Vorbereitung); Umwandlungen von Planorbis multiformis, JenaZ 56, 1920, 217. **Meisenheimer**, Vererbungslehre, Jena, Fischer, 1923. **Haecker**, Vererbungslehre, 3. Aufl., Braunschweig, Vieweg, 1921. **Goldschmidt**, Vererbungswissenschaft, 4. Aufl., Leipzig, Engelmann, 1923. **Stieve**, Einfluß der Umwelt auf Eierstöcke der Tritonen, AfEM 49, 1921, 179. **Weidenreich**, Evolutionsproblem, VortrEM 27, 1921; Erblichkeit der Knochenform, AfEM 51, 1922, 436. **Fick**, ZfiAbstl 31, 1923, 134; Gelenkformen, AbhAkadBerlin 1921, II, 1. **Križenecký**, AAnz 55, 1922, 497. **Johannsen**, AAnz 56, 1923, 514. **Toenniessen**, cytoplasmat. Induktion, ZfiAbstl 29, 1922, 16. **Kammerer**, Dunkeltiere, Natwiss 1920, 21. **Dürken**, Wirkung farbigen Lichts auf Puppen von Pieris, AfmAEM 99, 1923, 222.

Alphabetisches Autoren- und Sachregister von Bd. II.

Autoren sind im Text nur vereinzelt bei Kontroversen oder historisch wichtigen Fragen erwähnt worden. Arten, Gruppen und Organe sind im allgemeinen unter dem lateinischen Namen aufgeführt worden; man suche also unter Aves, Mammalia, Pecten, Apis, Rana und nicht unter Vögel, Säuger, Kamm, Biene, Frosch. Dick gedruckte Seitenzahlen verweisen auf eine Abbildung. ff. = und folgende. Lit. = Literatur.



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 5[illegible]